

Morphologische und
histologische Untersuchungen
der beim Beutefang und
bei der Nahrungsverarbeitung
wichtigen Strukturen
mitteleuropäischer Vespertilionidae
(Mammalia, Chiroptera)

Inaugural-Dissertation
zur Erlangung der philosophischen Doktorwürde
vorgelegt der
Philosophischen Fakultät II
der
Universität Zürich

von
HANS-PETER BEAT STUTZ
von Islisberg und Arni / AG

Begutachtet von Prof. Dr. V. Ziswiler

Zürich 1987
Zentralstelle der Studentenschaft



Morphologische und
histologische Untersuchungen
der beim Beutefang und
bei der Nahrungsverarbeitung
wichtigen Strukturen
mitteleuropäischer Vespertilionidae
(Mammalia, Chiroptera)

Inaugural-Dissertation
zur Erlangung der philosophischen Doktorwürde
vorgelegt der
Philosophischen Fakultät II
der
Universität Zürich

von
HANS-PETER BEAT STUTZ
von Islisberg und Arni / AG

Begutachtet von Prof. Dr. V. Ziswiler

Zürich 1987
Zentralstelle der Studentenschaft

INHALTSVERZEICHNIS

1. Einleitung	1
2. Material und Methoden	2
3. Resultate	5
3.1. Mundschleimhaut.....	5
3.2. Oesophagus.....	5
3.3. Magen	6
3.3.1. Grobmorphologie.....	6
3.3.2. Histologie	6
3.4. Darmrohr.....	7
3.4.1. Topographie	7
3.4.2. Schleimhautrelief.....	8
3.4.2.1. Schleimhautrelief adulter Individuen.....	8
3.4.2.2. Ontogenese des Schleimhautreliefs	8
3.5. Schädel.....	9
3.6. Flügel.....	11
3.7. Taxonomie.....	12
3.7.1. Myotis mystacinus - Myotis brandti.....	12
3.7.2. Pipistrellus pipistrellus - Pipistrellus nathusii	12
3.7.3. Plecotus auritus - Plecotus austriacus	12
4. Diskussion	13
5. Zusammenfassung.....	19
7. Zitierte Literatur	21



Digitized by the Internet Archive
in 2026

1. EINLEITUNG

Die Vielgestaltigkeit der 24 einheimischen Vespertilionidenarten, deren Verbreitung und Bestandesdichte ich in einem anderen Zusammenhang erfasste, brachte mich auf die Idee, mittels Funktionsanalysen am Ernährungssystem die Ernährungsspezialisierung der einzelnen Arten zu studieren, um damit zu einem besseren ökologischen Verständnis dieser Kleinsäugergruppe zu gelangen.

Während sich die vergleichende funktionsmorphologische Interpretation des Kauapparates und des Magen-Darm-Traktes von Vertretern aus der gesamten Ordnung Chiroptera mit deutlicher Ernährungsdiversifikation wie Frugivorie, Carnivorie, Insektivorie und Sanguivorie auf evidente Adaptationen abstützen kann (EISENTRAUT 1950, 1957; SCHULTZ 1965, STORCH 1968, FORMAN 1973), ist zu erwarten, dass ernährungsspezifische Strukturanpassungen innerhalb der kerbtierfressenden Microchiroptera erst nach subtiler Analyse zutage treten.

Erste morphologische Untersuchungen ernährungsrelevanter Strukturen einheimischer Chiropteren (STUTZ & ZISWILER 1984, 1985; HAFFNER & ZISWILER 1985) deuteten darauf hin, dass sich mit umfassenden funktionsmorphologischen Analysen des gesamten Ernährungssystems innerhalb der insektivoren Microchiropteren verschiedene Wege der Ernährungsspezialisierung aufdecken lassen. Die Arbeiten von FREEMAN (1979, 1981a, 1981b) an Molossidien und einigen ausgewählten Vespertilioniden unterstützen diese Annahme.

Diese Arbeit möchte einen Beitrag zum Verständnis der evolutiven Radiation ausgewählter paläarktischer Vespertilioniden leisten und damit zum besseren Verständnis der einheimischen Fledermausfauna beitragen.

Herrn Prof. Dr. V. Ziswiler¹, unter dessen Leitung diese Arbeit entstand, danke ich für das in mich gesetzte Vertrauen und den grosszügigen Handlungsspielraum, den er mir in den letzten Jahren am Zoologischen Museum gewährte. Diese optimalen Bedingungen waren für das Zustandekommen einer so materialintensiven Untersuchung von entscheidender Bedeutung.

Mein herzlicher Dank geht auch an Frau Marianne Haffner, welche mich bei allen Arbeiten initiativ unterstützte.

Guido Ackermann, Pierluigi Ballabeni, Andres Beck, Miriam Lutz, Yvonne Billing-Trixi und Manuela Zahner, welche an unserer Abteilung an fledermauskundlichen Themen arbeiteten, haben mit ihren Arbeiten wesentlich zu unserem heutigen Verständnis der schweizerischen Fledermausfauna beigetragen. Ihnen und allen Donatoren von Fledermauskadavern, den Helfern bei den Feldarbeiten, welche im Umfeld dieser Arbeit durchgeführt wurden, Herrn Bruno Gassmann, der mich in EDV-Belangen unterstützte und Herrn Ernst Gassmann, der mich in allen elektronischen Angelegenheiten unterstützte, gebührt Dank.

¹Die vorliegende Arbeit entstand im Rahmen eines Forschungsprogramms von Herrn Prof. Dr. V. Ziswiler, das vom Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung unterstützt wird.

2. MATERIAL UND METHODEN

Für die vorliegende Untersuchung wurde während den Jahren 1978 - 1987 eine Sammlung von Chiropteren aus den zentralen, östlichen und südlichen Teilen der Schweiz angelegt. Total sind 1732 Individuen und 21 Arten aufgenommen worden. Diese Funde wurden, ergänzt durch umfangreiche Feldforschungen, bereits faunistisch ausgewertet (MÜLLER & WIDMER 1985, LUTZ et al. 1986, STUTZ & HAFNER 1984a, 1984b, 1984c, 1984d, 1984e, 1985a, 1985b, 1986a, 1986b).

Zur Auswertung gelangen hier die Daten von 1180 adulten Vespertilioniden (526 Sammlungsobjekte und 654 Messprotokolle) von 19 Arten (Tab. 5). Für die Abklärung von Ontogenesevorgängen wurden zusätzlich verschiedene Juvenilstadien von *M. myotis*, *P. pipistrellus* und *N. noctula* verwendet.

Alle einheimischen Chiropteren sind bundesgesetzlich geschützt. Die geringe Bestandesdichte einiger Arten verbietet das Töten von Tieren zu Untersuchungszwecken. Der Hauptteil der Sammlungsobjekte besteht darum aus tot aufgefundenen Tieren, welche meist in Alkohol (70 %) gelagert wurden. Verletzte Tiere, für die keine Hoffnung auf Genesung mehr bestand und die getötet werden mussten, und frischtot aufgefundene Individuen wurden in 4-10% Formol fixiert.

Externe morphometrische Masse wurden mit einer Schublehre und Schädelmasse mit einer Schublehre oder dem Messokular einer Binokularlupe gemessen. Die grobmorphologischen Zeichnungen wurden mit einem Zeichenprisma für das Binokular, die histologischen Zeichnungen mit einem Zeichentubus für das Mikroskop angefertigt und die Fotografien mit einem inversen Durchlicht-Kameramikroskop hergestellt. Zur besseren Darstellung der Darmschleimhautoberfläche wurde diese mit Methylenblau angefärbt. Die Darmlänge wurde an in Alkohol (70 %) oder Formol (4 - 10 %) fixiertem Material gemessen.

Die Definitionen der erhobenen morphometrischen Daten und die dafür in den Tabellen und Abbildungen verwendeten Abkürzungen sind in Tabelle 1 zusammengefasst. Alle Masse sind in mm angegeben.

Die fehlenden Kopfrumpflängen und Körpergewichte zur Berechnung der Flügelbelastung wurden durch die errechneten Mittelwerte ersetzt. Bei *M. nattereri*, *M. bechsteini* und *P. savii* wurden Gewichtsmittelwerte aus der Literatur übernommen.

Für histologische Untersuchungen wurde ausschliesslich formolfixiertes Material verwendet, das nach den herkömmlichen Methoden zu 6-9 Micrometer dicken Paraffinschnitten weiterverarbeitet und mit der von PEARSE (1951) beschriebenen Hämalaun-Eosin-Färbung und Azanfärbung angefärbt wurde.

Numerische Auswertungen wurden mit einem Commodore PC 20-II mit dem Softwarepaket SYSTAT (Systat, Inc., Illinois) Vers. 2.0 durchgeführt.

Für die Bezeichnung der untersuchten Fledermausarten wurde die Nomenklatur von CORBET (1978) übernommen.

TAB. 1: Definitionen der vermessenen morphologischen Strukturen und Erläuterung der in den Tabellen und Abbildungen verwendeten Abkürzungen

SPENU: Numerischer (num.) und alphanumerischer (alpha) Artcode für die 19 untersuchten Vespertilioniden (werden in Abbildungen Gross- und Kleinbuchstaben verwendet, so stehen die Grossbuchstaben für weibliche, die Kleinbuchstaben für männliche Individuen der entsprechenden Art):

num	alpha	Artnamen
211	A	Myotis mystacinus (Kuhl, 1819)
212	B	Myotis brandtii (Eversmann, 1845)
214	D	Myotis nattereri (Kuhl, 1818)
215	E	Myotis bechsteini (Kuhl, 1818)
216	F	Myotis myotis (Borkhausen, 1797)
217	G	Myotis blythi (Tomes, 1857)
218	H	Myotis daubentonii (Kuhl, 1819)
231	K	Pipistrellus pipistrellus (Schreber, 1774)
232	L	Pipistrellus nathusii (Keys. & Blas., 1839)
233	M	Pipistrellus kuhlii (Kuhl, 1819)
234	N	Pipistrellus savii (Bonaparte, 1837)
241	O	Nyctalus leisleri (Kuhl, 1818)
242	P	Nyctalus noctula (Schreber, 1774)
251	R	Eptesicus nilssonii (Keys. & Blas., 1839)
252	S	Eptesicus serotinus (Schreber, 1774)
261	T	Vespertilio murinus Linnaeus, 1758
271	U	Barbastella barbastellus (Schreber, 1774)
281	V	Plecotus auritus (Linnaeus, 1758)
282	W	Plecotus austriacus (Fischer, 1829)
		Kleine Bartfledermaus
		Grosse Bartfledermaus
		Fransenfledermaus
		Bechsteinfledermaus
		Grosses Mausohr
		Kleines Mausohr
		Wasserfledermaus
		Zwergfledermaus
		Rauhhaufledermaus
		Weissrandfledermaus
		Alpenfledermaus
		Kleiner Abendsegler
		Grosser Abendsegler
		Nordfledermaus
		Breitflügelfledermaus
		Zweifarbentfledermaus
		Mopsfledermaus
		Braunes Langohr
		Graues Langohr

Äussere Morphometrie

HBLN	Kopfrumpflänge, Schnauzenspitze bis After
BWEIG	Körpergewicht
FOREA	Unterarmlänge
DIG1	Länge des ersten Fingers
DIG3	Länge des dritten Fingers (inkl. Handgelenk)
DIG5	Länge des fünften Fingers (inkl. Handgelenk)

Kraniale Morphometrie

CBLEN	Condylbasallänge, anteriorer Alveolenrand des I ¹ bis Condyle
GSLEN	Grösste Schädelhöhe, anteriorer Alveolenrand des I ¹ bis Occipitale
M3LEN	Länge des dritten oberen Molaren
M3WID	Breite des dritten oberen Molaren
UMOLR	Obere Molarenreihe, vom anterioren Alveolenrand des ersten vorhandenen Prämolaren bis zum posterioren Alveolenrand des M ³
DTHIC	Dentalebreite, an der Stelle des Protoconids des M ²
DLENG	Dentallänge, anteriore Alveolenränder der unteren Incisiven bis Mandibularcondyle
M1COR	Hebelarm des Temporalis, von Condylenmitte bis zur Spitze des Coronoidfortsatzes
M2ANG	Hebelarm des Masseters, von Condylenmitte bis zur Spitze des Angularfortsatzes
TRCHT	Condylenhöhe bezüglich der Zahnreihenlänge, Messlinie des Messokulars wird an die Basis der Hypocond- und Protoconditäl des M ¹ und M ³ angelegt

Intestinale Morphometrie

DSUP Anzahl der Darmschleifenumkehrpunkte (Drehung um 180 Grad)

Morphometrie taxonomisch relevanter kranialer Strukturen

HSCP4 Höhe des Cingulumhöckers des P⁴ (bei M. mystacinus und M. brandti als taxonomisches Merkmal verwendet)
HLP2 Höhe des P₂ (bei M. mystacinus und M. brandti als taxonomisches Merkmal verwendet)
HLP3 Höhe des P₃ (bei M. mystacinus und M. brandti als taxonomisches Merkmal verwendet)
RHLP32 HLP3/HLP2
RDBT Durchmesser der Bullae tympanicae in % der CBLN ausgedrückt (Bei P. auritus und P. austriacus als taxonomisches Merkmal verwendet)
CORHT Höhe des Processus coronoideus

Indices

M3LUMOLR M3LEN/UMOLR
TRCDL TRCHT/DLENG
DTHDL DTHIC/DLENG
M1M2 M1COR/M2ANG
GSCB GLEN/CBLN
RELINLEN INLEN/HLEN
ASPEC Flügelbreite (DIGI3+FOREA)/DIGI5
WAREA Flügelfläche (DIGI3+FOREA)*DIGI5*2
WLOAD Flügelbelastung BWEIG*100/WAREA (g/cm²)
TIPIN Flügelspitzenlänge DIGI3/FOREA

3. RESULTATE

3.1. Mundschleimhaut

Im Vestibulum oris konnte im Bereich der unteren Prämolaren bei allen untersuchten Arten die von HARRISON et al. (1964) für *Coelops frithi formosanus* Horikawa 1928 beschriebene "mandibular gingival crest" nachgewiesen werden. Ihr Grundriss ist von ovaler oder runder Form, mindestens 0.75 mm (*P. nathusii*) bis höchstens 1.90 mm (*E. serotinus*) lang und mindestens 0.37 mm (*V. murinus*) bis höchstens 1.00 mm (*E. serotinus*) hoch. Die Papille ist von unterschiedlicher relativer Höhe. Bei *M. myotis*, *V. murinus* und *P. auritus* ist sie relativ niedrig, bei *P. nathusii*, *N. noctula* und *E. serotinus* relativ hoch. Bei *N. noctula* sitzen der Papille vier prägnante Höcker auf. Bei den anderen Arten fehlen auffällige grobmorphologische Strukturen auf der Papillenoberfläche.

Die maximale Papillenhöhe kommt bei Okklusion in den Bereich der Vorderkante des P^4 zu liegen. Die bei Okklusion zwischen dem Caninus und den Prämolaren der Maxilla einerseits und der Papille andererseits verbleibende Öffnung ist bei *M. myotis*, *P. nathusii*, *V. murinus* und *P. auritus* gross, bei *N. noctula* und *E. serotinus* klein (Abb. 1).

Der histologische Bau der Papille ist bei allen untersuchten Arten ähnlich. Das fingerförmig ins mehrschichtige Plattenepithel ausstrahlende bindegewebige Grundgerüst ist von basal nach apikal verlaufender quergestreifter Muskulatur, Blutkapillaren und Nerven durchzogen (Abb. 2).

Bei *M. daubentoni* sind einzelne Fettzellen vorhanden. Bei *P. savii*, *E. serotinus*, *P. auritus* und *P. austriacus* ist ein zentral gelegener Fettkörper vorhanden (Abb. 3). Bei *E. nilssoni* konnte zusätzlich ein Knorpel nachgewiesen werden. Dieser steht nicht mit dem Dentale in Kontakt, sondern liegt isoliert im Bindegewebe und ist teilweise von Fettzellen umgeben (Abb. 4).

Im basalen Bereich der Papille sind Zellkerne bis in die äussersten Schichten des mehrschichtigen Plattenepithels vorhanden. Im apikalen Bereich der Papille sind die Zellkerne abgeplattet und eine kernlose, lamellige Epithelschicht bildet den Abschluss. Diese kernlose Epithelhaube reicht auf der lateralen Seite der Papille am weitesten gegen die Basis (Abb. 5).

3.2. Oesophagus

Der Oesophagus durchzieht den Torax bei allen untersuchten Arten geradlinig und zeigt den säugertypischen histologischen Grundbauplan.

Längs- und Ringmuskelschicht lassen sich nicht immer in allen Abschnitten des Oesophagus deutlich unterscheiden. Quergestreifte Muskulatur gibt es im kranialen Bereich bei allen Arten und im kaudalen Bereich bei *M. mystacinus*, *M. bechsteini*, *P. pipistrellus*, *P. kuhli*, *N. leisleri* und *E. nilssoni*. Bei den übrigen Arten wurde im kaudalen Abschnitt des Oesophagus nur glatte Muskulatur festgestellt. Es konnten weder ein Cardiasphincter noch Oesophagusdrüsen nachgewiesen werden.

Das Stratum germinativum der Lamina epithelialis ist bei allen untersuchten Arten ein- oder zweischichtig. Ihm sitzt eine Zone mit Kernen unterschiedlicher Degenerationsstadien auf. Gegen das Lumen hin konnten bei *M. myotis* und *E. nilssoni* mehrheitlich stark abgeplattete, degenerierte Kerne festgestellt werden, denen eine mässig dicke, sich lamellenartig abspaltende und teilweise kernlose Epithelschicht aufliegt. Bei *M. bechsteini*, *P. kuhli*, *N. leisleri*, *N. noc-*

tula, *E. serotinus*, *V. murinus*, *P. auritus* und *P. austriacus* dominieren gegen das Lumen hin stark abgeplattete Kerne. Bei *P. pipistrellus*, *P. nathusii* und *P. savii* beschränken sich die abgeplatteten Kerne auf eine dünne äusserste Epithelschicht. Bei *M. mystacinus* und *M. daubentoni* dominieren in der gesamten Lamina epithelialis grosse runde bis ovale Kerne.

3.3. Magen

3.3.1. Grobmorphologie

Der Magen, der in leerem Zustand von bohnenförmiger Gestalt ist, liegt einheitlich in meist transversaler Lage im linken kranialen Abdominalraum. Grobmorphologisch kann eine Unterteilung in Magenblindsack und Corpus ventriculus vorgenommen werden.

Die Magengrösse ist stark vom Füllungsgrad und der Fixation abhängig. Abgesehen von diesen Grössenunterschieden unterscheiden sich die Mägen der untersuchten Arten äusserlich nicht.

3.3.2. Histologie

Im histologischen Aufbau entsprechen die untersuchten Vespertilionidenmägen einem ursprünglichen Säugermagen.

Das Magenepithel ist ein einschichtiges Zylinderepithel.

Der Magenfundus und ein Teil des Corpus sind mit Fundusdrüsen besetzt. Caudad werden sie von einem unterschiedlich breiten Gürtel von Übergangsdrüsen abgelöst, welcher auf der Seite der grossen Krümmung immer deutlich breiter ist als auf der Seite der kleinen Krümmung. Zwischen Übergangsdrüsen und Pylorus dehnen sich die Pylorusdrüsen aus. Die Basis der Fundusdrüsen wird fast ausschliesslich von Hauptzellen gebildet. Zwischen diesen und den relativ kurzen Mündungstrichtern liegen Belegzellen.

Der Übergang zwischen Fundusdrüsen und Übergangsdrüsen ist oft fließend und einzelne Hauptzellen sind manchmal auch im Bereich der Pylorusdrüsen vorhanden. Typische Übergangsdrüsen weisen nur Belegzellen auf.

Beim Magenmund konnten bei allen untersuchten Arten Cardidrüsen nachgewiesen werden. Diese gleichen in ihrem Aufbau stark den Pylorusdrüsen. Bei *N. noctula* ist der Cardidrüsengürtel am breitesten. Bei *P. auritus* wird der kraniale Teil des Cardidrüsengürtels von Oesophagusepithel überdeckt.

Die Lamina muscularis und die Submucosa sind im Vergleich zur Drüschicht sehr dünn.

Die Tunica muscularis gliedert sich in allen Abschnitten des Magens in eine äussere Längsmuskelschicht und eine immer deutlich dickere innere Ringmuskelschicht. Die aus einem einschichtigen Plattenepithel bestehende Serosa bildet den äusseren Abschluss.

Ein Cardiasphincter wurde nie festgestellt, hingegen ist immer ein deutlicher Pylorussphincter vorhanden.

Die Mägen aller untersuchten Arten sind im leeren Zustand von Längsfalten durchzogen, an deren Aufbau die Tunica muscularis nie beteiligt ist.

3.4. Darmrohr

3.4.1. Topographie

Das Darmrohr beschreibt zwischen dem in der Medianebene gelegenen Pylorus und dem dorsan verlaufenden Enddarm mehrere Schlaufen und kann grobmorphologisch nicht in Abschnitte unterteilt werden. Der Verlauf des Darmrohrs ist bei *P. pipistrellus*, *P. nathusii*, *P. kuhlii*, *P. savii*, *N. leisleri* und *N. noctula*, abgesehen von geringen, wahrscheinlich vom Füllungsgrad, der Fixation und von der intraspezifischen Variation der Darmlänge abhängigen Unterschieden, grundsätzlich identisch. In einer ersten grossen Schleife, welche das Pankreasgewebe umfasst und somit als Duodenalschleife bezeichnet werden könnte, umschliesst das Darmrohr vom Pylorus aus der rechten Abdominalwand kaudal folgend und in der Medianebene kranial umbiegend alle weiteren Darmschleifen. Von der Höhe des Pylorus aus folgt das Darmrohr der ersten Schlaufe, um dann in der Transversalebene des Abdomens eine meist weit in die linke Abdominalhälfte hineinreichende Schlaufe zu bilden. Vom Scheitelpunkt dieser Transversalschleife kehrt das Darmrohr an sich selber angeschmiegt wieder in die rechte Abdominalhälfte zurück und erreicht in einer der Duodenalschleife anliegenden Linksdrehung den Scheitelpunkt in Pylorusnähe. Dorsan steigt das Darmrohr kaudal zum Anus ab (Abb. 6, 7 u. 8).

E. nilssonii und *E. serotinus* zeigen einen ähnlichen Darmverlauf. Bei *E. nilssonii* fehlt jedoch die letzte, linksdrehende und der Duodenalschleife anliegende Umdrehung, so dass die grosse Transversalschleife etwa in der Medianebene dorsan kaudal zum Anus umbiegt. Bei *E. serotinus* kann diese letzte Umdrehung ebenfalls fehlen und die Transversalschleife ist meist sehr kurz (Abb. 2, 3). Bei einem Exemplar von *P. savii* fehlte die letzte Umdrehung (Abb. 7 u. 8). Bei *M. mystacinus*, *M. bechsteini*, *M. myotis*, *M. daubentoni*, *V. murinus*, *P. auritus* und *P. austriacus* konnten keine art- oder gruppenspezifischen Darmtopographien erkannt werden. Die Anzahl der Darmschlaufenumkehrpunkte ist intraspezifisch konstant (± 1) und bei Arten mit mehr als einem Darmschlaufenumkehrpunkt interspezifisch positiv mit der mittleren Darmlänge korreliert ($r = 0.963$, $p < 0.001$) (Abb. 4). Bei Vertretern der Gattungen *Pipistrellus*, *Nyctalus* und *Eptesicus* ist unabhängig von der Darmlänge nur ein Darmschlaufenumkehrpunkt vorhanden (Abb. 9).

Ein Sexualdimorphismus der Darmrohtopographie konnte für keine der untersuchten Arten nachgewiesen werden.

Bei *P. pipistrellus* und *N. noctula* gibt es eine vom Alter abhängige Lage des Darmschlaufenumkehrpunktes. Bei Embryonen von *P. pipistrellus* und frischgeborenen Individuen von *N. noctula* zeigt die später transversal mit dem Scheitel nach links liegende grosse Darmschleife noch nach rechts oder kaudal (Abb. 10). Bei *M. myotis* ist die Anzahl der Darmschlaufenumkehrpunkte verschiedener Ontogenesestadien nicht mit der Darmlänge korreliert (Abb. 11).

Das Darmrohr ist in der Regel zwei- bis dreimal so lang wie die Kopfrumpflänge. Eine Ausnahme macht *M. daubentoni* mit einer Darmrohrlänge von mehr als fünffacher Kopfrumpflänge. Die kleinsten Relativwerte (DL/KRL) weisen Arten mit nur einem Darmschlaufenumkehrpunkt auf (Tab. 2, Abb. 9).



3.4.2. Schleimhautrelief

3.4.2.1. Schleimhautrelief adulter Individuen

Von kranial nach kaudal ändert das Schleimhautrelief bei keiner Art drastisch. Grundsätzlich nimmt bei allen Arten die Mächtigkeit des Schleimhautreliefs von kranial nach kaudal ab. Arten, bei denen im Mitteldarm Zotten dominieren, weisen im kaudalen Bereich Zotten mit breiterer Basis als im kranialen Bereich auf. Arten, bei denen im kranialen Bereich des Mitteldarms wenig überhöhte Querfalten dominieren (*M. myotis*, *P. kuhli* und *N. noctula*), besitzen in den kaudalen Abschnitten stark überhöhte Falten mit niedriger Basis (Zottenkämme). Nie konnte ein Umbiegen von kranial transversal verlaufenden Falten und Zotten in kaudal longitudinal verlaufende beobachtet werden.

Das Schleimhautrelief im Enddarm ist bei allen Arten einheitlich glatt und in Längsfalten aufgeworfen.

Die untersuchten Schleimhautreliefmuster lassen sich auf Grund der im Duodenum und Mitteldarm dominierenden Strukturen in sechs Gruppen gliedern: Zotten, Lamellen, stark durchbrochene Zick-Zack-Querfalten, wenig durchbrochene Zick-Zack-Querfalten, durchgehende Zick-Zack-Querfalten und Netzfalten.

Fingerförmige Zotten dominieren bei *M. mystacinus*, *P. savii* und *E. nilssoni*, quergestellte Lamellen bei *M. bechsteini*, *E. serotinus* (Abb. 12 u. 13) und *P. auritus* und neben Zotten und Lamellen sind bei *P. pipistrellus* und *V. murinus* (Abb. 14) kurze V-förmige, etwas längere N- und W-förmige, sowie wenige mehrwinklige Querfalten zu erkennen. In Abschnitten, in denen kurze Strukturen dominieren, ist deren Ausrichtung in Zick-Zack-Querlinien nur schwer ersichtlich. Mehrwinklige Zick-Zack-Querfalten dominieren bei *M. myotis* (Abb. 15), *P. nathusii* und bei *N. leisleri*, selten sind nur V-förmige Falten zu erkennen. Durchgehende Zick-Zack-Querfalten sind bei *M. daubentoni* (Abb. 16) und *P. kuhli* ausgebildet. Diese bilden auf der Winkelaussenseite bei *P. kuhli* undeutliche, bei *M. daubentoni* deutliche Ansätze von longitudinalen Verstreibungen aus. Diese Verstreibungen verschmelzen nicht mit den Nachbarfalten. Bei *N. noctula* sind diese Verstreibungen oft mit den Nachbarfalten verschmolzen und bilden Netzfalten (Abb. 17). *P. pipistrellus* und *N. leisleri* besitzen ab und zu Verschmelzungen von einzelnen Verstreibungen mit der Nachbarfalte, ohne dass es dabei zur Bildung von abgeschlossenen Netzfaltenkästchen kommt.

3.4.2.2. Ontogenese des Schleimhautreliefs

Bei Embryonen von *M. myotis* mit einer Darmlänge von 100 mm ist der ganze Mitteldarm mit fingerförmigen Zotten besetzt. Bei Jungtieren mit einer Darmlänge von 110 mm, welche noch gesäugt werden, dominieren im kranialen Mitteldarm fingerförmige Zotten und im kaudalen Mitteldarm fingerförmige und blattförmige Zotten neben Zottenkämmen. Bei fast flüggen Individuen mit einer Darmlänge von 142 mm sind neben blattförmigen Zotten mit breiter Basis im ganzen Mitteldarm querverlaufende Zottenkämme zu beobachten, während bei entwöhnten Jungtieren mit einer Darmlänge von 149 mm und erwachsenen Individuen in den kranialen Abschnitten des Mitteldarms hauptsächlich bogenförmig überhöhte Zick-Zack-Querfalten vorhanden sind. Bei einem frischgeborenen Jungtier von *N. noctula* wurden im ganzen Mitteldarm faden- und fingerförmige Zotten festgestellt.

3.5. Schädel

Die Condylbasallängen der untersuchten Arten liegen im Bereich zwischen 11.2 und 22.2 mm, wobei zwei Drittel der Arten Condylbasallängen von weniger als 16 mm aufweisen (Abb. 18).

Die Anzahl der maxillaren Incisiven (2) und Molaren (3) sowie der mandibularen Incisiven (3) und Molaren (3) ist für alle Arten identisch. Die Anzahl der maxillaren Prämolaren beträgt 1 bis 3, jene der mandibularen Prämolaren 2 bis 3.

Während auf dem M^1 und M^2 das typische, aus dem V-förmigen Paraconus und V-förmigen Metaconus W-förmig zusammengesetzte Höckermuster vorhanden ist, kann dieses auf dem M^3 in Abhängigkeit von dessen Reduktion von W-förmig, über N-förmig bis V-förmig reduziert sein.

Die Lage der Condylen variiert im Bezug auf die Schädelkapsel zwischen ventral und kaudal (Abb. 19).

Die Abbildungen 20 - 23 fassen die einzelnen im Folgenden nach systematischen Gruppen beschriebenen morphologischen Strukturen am Schädel zusammen.

Gattung Myotis: Die Myotis-Arten weisen als einzige aller untersuchten Arten drei maxillare Prämolaren auf. Der P^3 ist bei *M. myotis* am stärksten reduziert und linguad aus der Zahnreihe abgedrängt. Das Höckermuster auf dem M^3 ist zu einem N-förmigen reduziert, wobei der kaudale Schenkel nicht vollständig ausgebildet ist.

Die relative Länge des M^3 zur Molarenreihe nimmt von *M. myotis* über *M. nattereri*, *M. bechsteini*, *M. brandti* und *M. mystacinus* nach *M. daubentoni* zu (Abb. 24).

Bei *M. bechsteini* ist das Drehmoment des Musculus temporalis auf Grund des Verhältnisses der beiden Hebelarme Condylus-P.coronoideus und Condylus-P.angularis am kleinsten und nimmt über *M. mystacinus*, *M. daubentoni* und *M. myotis* zu *M. brandti* hin zu, bzw. dasjenige des *M. masseter* nimmt ab (Abb. 25). Die Dicke des Dentale ist bei *M. bechsteini*, *M. myotis* und *M. nattereri* im Verhältnis zur Dentalelänge maximal.

M. myotis besitzt eine kräftig ausgebildete Crista sagittalis und *M. bechsteini* zeigt eine solche ansatzweise, während sie bei allen anderen Myotis-Arten fehlt. Die relativ zur funktionellen Zahnreihe erhöhte Lage des Articul. mandibularis (Definition siehe Tab. 1) ist bei *M. mystacinus* und *M. nattereri* maximal und bei *M. myotis* minimal.

Gattung Pipistrellus: Die Pipistrellus-Arten besitzen zwei maxillare Prämolaren. Der P^3 ist bei *P. savii* am stärksten reduziert und dermassen linguad aus der Zahnreihe abgedrängt, dass sich der P^4 und der Caninus berühren. Bei *P. kuhli* ist die Situation dieselbe, der P^3 ist jedoch mächtiger.

Die Reduktion des M^3 nimmt von *P. savii* über *P. kuhli* und *P. pipistrellus* zu *P. nathusii* ab. Ausser bei *P. nathusii* ist der kaudale Schenkel des Höckermusters des M^3 immer unvollständig ausgebildet (Abb. 24).

Bei *P. savii* ist das Drehmoment des Musculus temporalis auf Grund des Verhältnisses der beiden Hebelarme Condylus-P.coronoideus und Condylus-P.angularis am kleinsten und nimmt über *P. kuhli* und *P. pipistrellus* zu *P. nathusii* hin zu, bzw. dasjenige des *M. masseter* nimmt ab (Abb. 25).

Die Dicke des Dentale ist bei *P. nathusii* minimal und bei *P. kuhli* im Verhältnis zur Dentalelänge maximal.

Eine Crista sagittalis ist bei keiner der Pipistrellus-Arten vorhanden.
Die relativ zur funktionellen Zahnreihe erhöhte Lage des Articulatus mandibularis ist bei *P. savii* maximal und bei *P. kuhli* minimal.

Gattung Nyctalus: Alle *Nyctalus*-Arten weisen zwei maxillare Prämolaren auf. Der P^3 ist bei *N. noctula* schwächer als bei *N. leisleri*. Das Höckermuster ist auf dem M^3 bei beiden Arten N-förmig, wobei bei *N. noctula* der kaudale Schenkel nicht vollständig ausgebildet ist. Die Länge des M^3 ist im Verhältnis zur Molarenreihe jedoch grösser als bei *N. leisleri*.

Das Drehmoment des Musculus temporalis ist auf Grund des Verhältnisses der beiden Hebelarme Condylus-P.coronoideus und Condylus-P.angularis bei beiden untersuchten Vertretern dieser Gattung gross, wobei dasjenige von *N. leisleri* grösser ist als jenes von *N. noctula*.

Die Dicke des Dentale ist bei *N. noctula* im Verhältnis zur Dentalelänge grösser als bei *N. leisleri*.

Beiden Arten fehlt eine Crista sagittalis.

Die relativ zur funktionellen Zahnreihe erhöhte Lage des Articulatus mandibularis ist bei *N. leisleri* wenig grösser als bei *N. noctula*.

Gattung Eptesicus: Beide untersuchten Arten weisen einen einzigen maxillaren Prämolaren auf. Das Höckermuster auf dem M^3 ist bei *E. serotinus* V-förmig und bei *E. nilssoni* N-förmig. Bei *E. serotinus* ist der M^3 in seiner Länge stark reduziert (Abb. 24).

Bei *E. nilssoni* ist das Drehmoment des Musculus temporalis auf Grund des Verhältnisses der beiden Hebelarme Condylus-P.coronoideus und Condylus-P.angularis kleiner als bei *E. serotinus*.

Bei *E. serotinus* ist eine nur occipital deutlich ausgebildete Crista sagittalis vorhanden und die Dentaledicke ist im Verhältnis zur Dentalelänge grösser als bei *E. nilssoni* (Abb. 25).

Die relativ zur funktionellen Zahnreihe erhöhte Lage des Articulatus mandibularis ist bei *E. nilssoni* grösser.

Gattung Vespertilio: *V. murinus* besitzt einen einzigen maxillaren Prämolaren. Das Höckermuster auf dem im Verhältnis zur Molarenreihe langen M^3 ist von N-förmiger Gestalt mit vollständig ausgebildetem caudalem Schenkel.

Das Drehmoment des Musculus temporalis ist auf Grund des Verhältnisses der beiden Hebelarme Condylus-P.coronoideus und Condylus-P.angularis gross, was auch für die relative Dentaledicke zutrifft.

Es ist keine Crista sagittalis vorhanden.

Die relativ zur funktionellen Zahnreihe erhöhte Lage des Articulatus mandibularis ist gross.

Gattung Barbastella: *B. barbastellus* besitzt zwei maxillare Prämolaren, von denen der P^3 schwächer und stark linguad aus der Zahnreihe abgedrängt ist.

Das Höckermuster des M^3 ist N-förmig mit nicht vollständig reduziertem caudalen Schenkel.

Das Drehmoment des Musculus temporalis ist auf Grund des Verhältnisses der beiden Hebelarme Condylus-P.coronoideus und Condylus-P.angularis klein und jenes des M. masseter gross.

Die relative Dicke des Dentale ist gross.

Es ist keine Crista sagittalis ausgebildet.

Das Articulum mandibularis liegt praktisch in derselben Ebene wie die funktionelle Zahnreihe

Gattung Plecotus: Bei beiden Vertretern sind zwei maxillare Prämolaren vorhanden, wobei der M³ und der Caninus bei *P. auritus* enger beieinander stehen als bei *P. austriacus*. Beide Arten weisen auf dem M³ ein N-förmiges Höckermuster auf, wobei die Länge des M³ im Verhältnis zur Molarenreihe bei *P. austriacus* kleiner ist.

Das Drehmoment des Musculus temporalis ist auf Grund des Verhältnisses der beiden Hebelarme Condylus-P.coronoideus und Condylus-P.angularis bei beiden Vertretern dieser Gattung klein, wobei dasjenige von *P. auritus* etwas geringer ist als jenes von *P. austriacus* (Abb. 25).

Auch die relative Dentaletdicke und die erhöhte Lage des Articul. mandibularis sind bei *P. auritus* geringer als bei *P. austriacus*.

Es ist keine Crista sagittalis ausgebildet.

3.6. Flügel

Die zur Interpretation der Flugeigenschaften wichtigen Parameter wie Kopf-Rumpf-Länge, Flügelfläche, Flügelspitzenlänge, Längen-Breitenverhältnis des Flügels, Flügelbelastung, Körpergewicht und relative Flügellänge sind in Tab. 3 zusammengefasst. Die Korrelationskoeffizienten (Tab. 4) zeigen einen Zusammenhang zwischen allen absoluten Massen auf. Die Flügelbelastung nimmt mit dem Körpergewicht und der Kopf-Rumpf-Länge zu und ist positiv mit dem Längen-Breitenverhältnis der Flügel korreliert. Die relative Flügellänge ist negativ mit der Kopf-Rumpf-Länge und somit auch negativ mit der Flügelbelastung korreliert. Das Längen-Breitenverhältnis der Flügel ist positiv mit der Flügelbelastung, Flügelspitzenlänge, Kopf-Rumpf-Länge und dem Gewicht und negativ mit der Flügellänge korreliert. Die Flügelspitzenlänge ist negativ mit der Flügelfläche, der Flügellänge und dem Körpergewicht, jedoch nicht mit der Kopf-Rumpf-Länge und der Flügelbelastung korreliert.

Zusammenfassend gilt: Grössere und schwerere mitteleuropäische Vespertilioniden haben eine grössere Flügelfläche und eine grössere Flügelbelastung. Arten mit relativ längeren Flügelspitzen weisen eine geringere Flügelbelastung auf und sind in der Regel kleiner. Die Flügelbelastung nimmt grundsätzlich mit der Schmalflügigkeit zu (Abb. 26).

Diese Befunde an mitteleuropäischen Vespertilioniden entsprechen jenen, die FINDLEY et al. (1972) an 136 Arten aus 15 Familien erarbeiteten (*P. pipistrellus*, *N. noctula* und *B. barbastellus* wurden dabei ebenfalls mit berücksichtigt).

3.7. Taxonomie

3.7.1. *Myotis mystacinus* - *Myotis brandti*

Die von verschiedenen Autoren (GAUCKLER & KRAUS 1970, HANAK 1970, BAAGOE 1973, TUPINIER & AELLEN 1978, HACKETHAL 1982 und LEHMANN 1984) als gute taxonomische Strukturen bezeichneten Höhen des P₂, P₃ und des Cingulumhöckers des P⁴ haben, wie auch die Ausbildung der Protoconuli der oberen Molaren, den gemeinsamen Nachteil, dass sie einer starken Abnutzung unterworfen sind. Bei älteren Tieren kann unter der Annahme einer gleichmässigen Abnutzung allenfalls noch die relative Höhe von P₂ und P₃ verwendet werden. Dies führt dazu, dass nicht an allen Tieren alle Merkmale untersucht und darum nicht alle Individuen im Diagramm dargestellt werden konnten (Abb. 27). Die Mittelwerte der relativen Höhe von P₂ zu P₃ und der absoluten Höhe des Cingulumhöckers des P⁴ sind für die untersuchten Stichproben der beiden Arten signifikant verschieden ($p < 0.001$) (Abb. 28) (Tab. 5).

3.7.2. *Pipistrellus pipistrellus* - *Pipistrellus nathusii*

Bei der Verwendung der im Felde erstellten Messprotokolle können die geschlechtsspezifischen Längen des Unterarms und des fünften Fingers zur Trennung der beiden Arten benutzt werden (Abb. 29). Die Artzuordnung anhand dieser Längenmasse stimmt mit der am Sammlungsmaterial auf Grund von Schädelmassen und Zahnmerkmalen zusätzlich vorgenommenen überein. Am vorliegenden Material ist der taxonomische Wert dieser Merkmalskombination ebenso deutlich, wie dies bereits andere Autoren hervorgehoben haben (SCHMIDT 1978, HEISE 1979 und 1982, HACKETHAL 1983).

3.7.3. *Plecotus auritus* - *Plecotus austriacus*

In Übereinstimmung mit den Resultaten in den Arbeiten von RUPRECHT (1965, 1969), HANAK (1966) und AELLEN (1971) erweisen sich der relative Durchmesser der Bullae osseae (in Prozent der Condylbasallänge ausgedrückt), die Coronoidhöhe und die Länge des Daumens als gute taxonomische Merkmale, um die seit den Arbeiten von TOPAL (1958) und BAUER (1960) als valide Arten anerkannten mitteleuropäischen Vertreter der Gattung *Plecotus* zu unterscheiden.

Diese drei Merkmale sind bei den untersuchten Individuen für die beiden Arten mit einer Irrtumswahrscheinlichkeit von $p < 0.001$ signifikant verschieden (Tab. 6, Abb. 30 und Abb. 31). Stehen nur externe Masse zu Verfügung, so ist die Länge des Daumens ein akzeptables Kriterium für die Artbestimmung.

4. DISKUSSION

Verhornungen des Oesophagusepithels, auf die oft degenerierende Zellkerne hinweisen, werden bei Chiropteren als adaptiver mechanischer Schutz vor harter und kantiger Nahrung interpretiert (ROBIN 1881, MOLLER 1932, KOLB 1954, BALLABENI 1984).

In diesem Sinne kann das echte Stratum corneum von *M. myotis*, einer Art, welche sich zur Hauptsache von Laufkäfern ernährt (KOLB 1958, BAUEROVA 1978, ACKERMANN 1984) und von *E. nilssoni*, welche einen beträchtlichen Käferanteil in der Nahrung aufweist (RYDELL 1986), verstanden werden.

Allerdings besitzen andere Arten, welche ebenfalls Käfer fressen, keinen solchen massiven Schutz des Oesophagusepithels. Möglicherweise hängt die Verhornung des Oesophagusepithels nicht nur von der Beschaffenheit der Beuteobjekte sondern auch vom Ausmass der mechanischen Zerkleinerung im Mund ab. STUTZ & ZISWILER (1985) vermuten, dass die Form und Grösse der Zahnfleischpapille bei *M. myotis*, *P. nathusii*, *N. noctula*, *V. murinus* und *P. auritus* massgeblich am Abbeissen und Auswerfen harter und kantiger Exoskelettstrukturen (Beine, Elytren, Kopfbestandteile) beteiligt sei. Die in dieser Arbeit zusätzlich untersuchten Arten besitzen eine histoarchitektonisch ähnliche oder identische Zahnfleischpapille, welche funktionell im gleichen Sinn interpretiert werden kann.

Die verhornte Kappe der Papille stellt einen wirksamen mechanischen Schutz gegen die harten und scharfkantigen Chitinpanzerstrukturen dar. Die eingelagerten Fettkörper bei *P. savii*, *E. serotinus*, *P. auritus* und *P. austriacus* und die Knorpelplatte bei *E. nilssoni* verleihen der Zahnfleischpapille die notwendige Druckstabilität. Die nachgewiesenen Nervenfasern vermitteln vermutlich taktile Reize und die quergestreiften Muskelfasern könnten eine optimale Stellung der Zahnfleischpapille ermöglichen. In ihrer Mächtigkeit kann die Zahnfleischpapille den Prämolaren gleichgesetzt werden. Sie würde somit in der Tat eine ideale Struktur darstellen, welche als Widerlager beim Abbeissen von Exoskelettstrukturen wie Beinen, Fühlern und Flügeln im Bereich des als Brechschere wirkenden P^4 eingesetzt werden könnte.

Bei *N. noctula* und *E. serotinus*, welche beide auch Käfer fressen (POULTEN 1929, KOLB 1958, CRANBROOK & BARRETT 1964, HOWES 1974, LABEE & VOUTE 1983), werden mit Hilfe dieser Papille die meisten kantigen Beuteteile ausgeworfen. Der Nahrungsbrei ist somit im Vergleich etwa zu demjenigen von *M. myotis* homogener und von feinerer Struktur, was das Fehlen eines Stratum corneum des Oesophagusepithels erklären könnte.

Bei Arten, die kein ausgeprägtes Stratum corneum zeigen, könnten die abgeplatteten Zellkerne in den äusseren Schichten als Hinweis beginnender Keratinisation aufgefasst werden.

Das fast vollkommene Fehlen von degenerierten Zellen bei *M. mystacinus* und *M. daubentoni* reflektiert die sehr weichen Beuteinsekten dieser beiden kleinen Arten (NYHOLM 1965, SWIFT & RACEY 1983, BECK in Vorb.).

Der Bauplan des Chiropterenmagens wird als generalisiert und ursprünglich beschrieben und strukturelle Anpassungen grossen Ausmasses sind nur bei Gruppen mit stark unterschiedlicher Frugivorie, Carnivorie, Sanguivorie und Insektivorie evident (FISCHER 1909, EISENTRAU 1950, DAS & KOUL 1970, ROUK & GLASS 1970, SWARUP et al. 1971, FORMAN 1973, BHIDE 1979). Die vorliegenden Resultate bestätigen diese Befunde. Für eine funktionelle Interpretation liegen keine signifikanten Unterschiede zwischen den einzelnen

Arten vor. Die enorme Dehnbarkeit des Magens, mit Dehnungsreserven in den Längsfalten, lässt auch keine gesicherten Grössenvergleiche zu.

Die Befunde zur Ontogenese der Darmtopographie und die Unterschiede in der Anzahl der Darmschlaufenumkehrpunkte ermöglichen die Unterscheidung zweier Ontogenesetypen der Darmverlängerung.

Ausgehend vom gestreckten Darmrohr früher Embryonalstadien wäre für die Gattungen *Pipistrellus*, *Nyctalus* und *Eptesicus* eine einzige Ausdehnungsrichtung anzunehmen. Ihre Drehung im Uhrzeigersinn führt zur beobachteten einfachen Aufspiralisierung, welche bereits MATHIS (1928) und ROBIN (1881) erkannten. Letzterer bezeichnet diese Schlaufe bei *P. kuhli* als "auf sich selbst aufgewickelt".

Bei den Gattungen *Myotis*, *Vespertilio* und *Plecotus* sind mehrere Ausdehnungsrichtungen anzunehmen. Da die Anzahl der Darmumkehrpunkte im Laufe der Ontogenese nicht mit der Darmlänge korreliert ist, würde eine simultane, versetzt gegenständige Darmverlängerung zum beobachteten Situs mit seiner grossen Variabilität führen (SCHULTZ 1965, BALLABENI 1984, STUTZ & ZISWILER 1984).

ZIHLER (1981) postuliert analoge Darmverlängerungsprinzipien für einzelne Cichlidengruppen (Perciformes, Pisces).

Die einfache Aufspiralisierung des Darms ist für Arten mit kleiner relativer Darmlänge typisch. Diese Arten sind hauptsächlich schnellfliegende Migranten. Die mittels der Darmlängenreduktion erreichte Gewichtsverminderung hilft vermutlich mit, die Flügelbelastung in Grenzen zu halten, was für schmalflüglige Schnellflieger besonders wichtig ist (FINDLEY et al. 1972, BAAGOE in press, NORBERG in press).

Die Darmlänge ist trivialerweise mit der Ausdehnung der sezernierenden und resorbierenden Darmoberfläche korreliert. Mit histoarchitektonischer Optimierung der Schleimhautmuster könnte unter anderem eine Darmverkürzung kompensiert werden.

Das bei *N. noctula* beobachtete Wabenmuster der Darmschleimhaut erhöht die Verweildauer des Chymus im Darm. Einerseits wird dies durch die transversale Ausrichtung dieser Schleimhautstruktur erreicht. Andererseits weitet sich das Volumen der einzelnen Wabenzelle bei zunehmender Darmfüllung und saugt somit den Chymus ein, was zusätzlich eine intensive Durchmischung von Sekreten und Nährstoffen bewirkt, während grobe Nahrungspartikel wie Bein-, Fühler- und Flügeldeckenfragmente auf der Oberfläche einer solchen Schleimhautstruktur zurückgehalten werden.

Querfalten, wie sie etwa bei *M. myotis* ausgebildet sind, bremsen den Durchfluss des Chymus und dienen zudem als Aufhängestruktur für Saumzellen. Auch hier liegen sperrige Beutefragmente den Falten auf, während der homogene Chymus zwischen die Falten eindringt.

Quergestellte Lamellen und fingerförmige Zotten hemmen den Durchfluss des Chymus weniger stark, ragen jedoch tief in den Nahrungsbrei hinein und vergrössern die Oberfläche.

Zotten werden optimal genutzt, wenn sie dauernd von immer neuem Nahrungsbrei umspült würden. Dies ist der Fall bei Fledermausarten, die während der ganzen nächtlichen Aktivitätszeit nach Beute jagen. Solche Aktivitätsmuster treffen für *M. mystacinus* (NYHOLM 1965), *P. pipistrellus* (RACEY & SWIFT 1985), *P. savii* (pers. Beob.), *E. nilssoni* (RYDELL 1986) und *P. auritus* (SWIFT & RACEY 1983) zu, die im Dünndarm ein ausgeprägtes Zottenmuster zeigen. Querverlaufende Falten, wie sie innerhalb der Säugetiere fast nur bei

Chiropteren bekannt sind (MATHIS 1928, SCHULTZ 1965, STUTZ & ZISWILER 1984), halten den Nahrungsbrei lange zurück und ermöglichen eine intensive Verdauung in Ruhe. Von solchen Arten ist zu erwarten, dass sie kurze Jagdflugaktivitäten aufweisen und sich mit gefülltem Magen zur Verdauung an einen Ruheplatz begeben würden. Solche kurze Jagdaktivitätsmuster konnten denn auch für *N. noctula* nachgewiesen werden. Diese Art ist fähig, während der Dämmerung in nur knapp einer Stunde ihren Nahrungsbedarf zu decken, in ihr Tagesschlafquartier zurückzukehren, dort zu verdauen und in der Morgendämmerung nochmals kurz zu einer zweiten Jagd auszufiegen (STUTZ & HAFFNER 1986a). Für sie ist ein vernetztes Querfaltenmuster typisch. Ähnliche kurze Jagdaktivitätsphasen zeigen auch andere Arten, mit quergestellten Schleimhautfalten. So *N. leisleri* (pers. Beob.) und *P. nathusii* (pers. Beob.), während die Resultate von NYHOLM (1965) für *M. daubentoni* dem widersprechen. Für *M. myotis* und *P. kuhli* fehlen diesbezügliche Literaturangaben.

Angaben zum Aktivitätsmuster einzelner Arten basieren meist auf Mittelwerten für ganze Kolonien. Relevante Grundlagen für die funktionelle Interpretation von Strukturen des Verdauungssystems dürfte jedoch nur die Aufnahme individueller Aktogramme liefern. Dabei müssen Einflüsse wie Temperatur (DEGN 1983, STUTZ & HAFFNER 1986a) und der momentane Zustand des Individuums, z.B. Laktation (SWIFT 1980), mit berücksichtigt werden, nachdem bekannt ist, dass der metabolische Zustand der zum Torpor befähigten Fledermaus die Verdauungszeit beeinflusst, was BUCHLER (1975) für *Myotis lucifugus* mit Werten zwischen 35 Min. (aktiv) und 165 Min. (in Ruhe) aufzeigte.

Die Ontogenese dieser so unterschiedlich ausgebildeten Schleimhautreliefs kann, wie dies die vorliegenden Resultate belegen, von einem Zottenmuster ausgehen. Bei jenen Arten, welche im adulten Zustand im kranialen Darmbereich Falten aufweisen, könnten die im kaudalen Darmbereich nachgewiesenen Zottenkämme als Rudimente eines ehemaligen Zottenmusters gedeutet werden in Übereinstimmung mit ZISWILER (1967), wonach die von kaudal nach rostral zunehmende Differenzierung als Rekapitulation der phylogenetischen Differenzierung betrachtet werden kann. Querfalten im Chiropterendarm könnte man sich aus basal beginnender Verschmelzung von Zotten entstanden vorstellen. Für diese Entstehungsart sprechen auch die Resultate von MATHIS (1928a) und LENNEP (1962) an *M. myotis* und dem Nasenbeuteldachs (*Perameles nasuta*). Auch SCHULTZ (1965) hält diese Entstehungsart als Alternative zur Ansicht von JACOBSHAGEN (1920) für wahrscheinlich.

Umfassende Untersuchungen einzelner Komponenten des Kauapparates haben STORCH (1968) an Megachiropteren und Microchiropteren und FREEMAN (1979, 1981a, 1981b) an Molossididen und einigen ausgewählten Vespertilioniden durchgeführt. In Anlehnung an KUEHLHORN (1938) beschreibt STORCH (1968) einen "Greiftyp" und einen "Kautyp" in Abhängigkeit der relativen Ausprägung des Drehmoments des *M. temporalis* bzw. *M. masseter*. Bezüglich der Lage des Kiefergelenks zur funktionellen Kauebene charakterisiert er einen "Carnivorentyp" mit tiefem Drehpunkt und sich daraus entwickelnder nur vertikal gerichteter Schneidewirkung der zusammentreffenden Zahnreihen und einen "Herbivorentyp" mit erhöht liegendem Drehpunkt und daraus bei rostral gerichteter Schubkraft resultierendem reibend-sägenden Nahrungsaufschluss. Die insektenfressenden Microchiropteren ordnet er grundsätzlich dem Greiftyp zu. FREEMAN (1979, 1981b, 1981b) deckt auf Grund ihrer multivariaten Analyse

einen Zusammenhang zwischen der Verarbeitung hartschaliger Nahrung (Käfer) und kurzer, kräftiger Mandibel, reduziertem M^3 und gut entwickelter *C. sagittalis* einerseits und der Verarbeitung weicher Insektennahrung und langer, dünner Mandibel, fehlender *C. sagittalis* und nicht reduziertem M^3 andererseits auf.

M. myotis und *E. serotinus* zeigen jene Adaptationen, welche sie zur Verarbeitung harter Käferpanzer befähigen sollten, am deutlichsten. Der M^3 ist maximal reduziert und die mächtigen Canini liegen dank fehlenden P^2 und P^3 (*E. serotinus*) oder maximaler Suppression des P^3 (*M. myotis*) optimal nahe unter dem Massenschwerpunkt des mächtigen Schläfenmuskels, welcher an einem Sagittalkamm inseriert. Die zur Verfügung stehenden Beuteangaben bestätigen, dass sich *M. myotis* fast ausschliesslich von Laufkäfern ernährt (KOLB 1958, BAUEROVA 1978, ACKERMANN 1984, STUTZ 1985, GEBHARD & HIRSCHI 1985) und das regelmässige Fressen von Käfern für *E. serotinus* (LABEE & VOUTE 1983), wobei die niederländischen Autoren den Mistkäfer *Aphodius rufipes* als zu bestimmten Jahreszeiten wichtiges, selektiv bejagtes Beuteinsekt bezeichnen.

Die relativ feine und im Vergleich zu *E. serotinus* lange Mandibel von *M. myotis* stellt einen Kompromiss dieses sich im Nahbereich präzise olfaktorisch orientierenden Bodenjägers (KOLB 1959, HAFFNER & ZISWILER 1985, STUTZ 1985) dar, welcher einerseits harte Laufkäfer verarbeiten, diese aber andererseits gleichzeitig vom strukturreichen Boden ablesen oder gar unter dem Substrat hervorziehen muss.

N. noctula mit ebenfalls günstigem Drehmoment des Schläfenmuskels und kräftiger Mandibel ist durchaus in der Lage, harte Käferpanzer zu verarbeiten. Dies bestätigen auch die von POULTEN (1929) zusammengetragenen Beobachtungen, sowie die Arbeiten von KOLB (1958), CRANBROOK & BARRETT (1964) und HOWES (1974). Aus diesen Arbeiten geht auch hervor, dass sich *N. noctula* nicht hauptsächlich, sondern eher ab und zu von Käfern ernährt und sonst meist weichere Insekten erbeutet. Die im Versuch im Gegensatz zu *Rhinolophus ferrumequinum* und *M. myotis* bei *N. noctula* festgestellte Verlängerung der langsamen Kaudruckphase beim Kauen eines harten Mistkäfers (LUTZ 1985) könnte dahingehend gedeutet werden, dass *N. noctula* mit der Bearbeitung harter Beute Mühe hat und sich, ganz im Gegensatz zu *M. myotis*, nicht regelmässig von solcher Beute ernähren dürfte.

Auch *E. nilssonii* zeigt Strukturen, welche auf die Fähigkeit des Verarbeitens harter Nahrung hindeuten, was die Beutelisten von RYDELL (1986) bestätigen. Aus diesen geht aber auch hervor, dass ähnlich wie bei *N. noctula* mehrheitlich kleinere und weichere Insekten gefressen werden und dass in gewissen Habitaten nur wenige Käfer erbeutet werden.

Anpassungen an die Verarbeitung harter Beute können, wie etwa bei *M. myotis* und *E. serotinus*, die Folge einer Einwegspezialisierung sein, können aber auch die Folge echter Diversifikation sein. Die Fähigkeit zusätzlich auch noch harte Insekten verarbeiten zu können, mag bei saisonal- oder witterungsbedingter verminderter Diversität der verfügbaren Beuteinsekten von Bedeutung sein und könnte so als Mass für die Interpretation der trophischen Nischenbreite herangezogen werden. Möglicherweise waren solche morphologische Anpassungen an harte Beuteinsekten auch ein Grund für die sehr erfolgreiche Evolutions- und Ausbreitungsgeschichte der insektenfressenden Microchiropteren. Bei einigen Formen haben diese Adaptationen sekundär an Bedeutung verloren, werden aber noch als Relikt aufrechterhalten.

Bei *N. leisleri* deutet das extrem günstige Drehmoment des *M. temporalis* in Kombination mit einer nicht auffällig verstärkten Mandibel und einem kaum reduzierten M^3 auf sehr schnelles und kräftiges Ergreifen eher weicher Beute hin, wobei diese morphologische Konstellation das Verarbeiten harter Beute nicht ausschliesst. *V. murinus* zeigt ähnliche Verhältnisse.

Eigentliche "Kautypen" mit relativ fein gebauten Kiefern, welche dank des tiefen Kiefergelenks zu extremer Kieferöffnung und somit zum Packen grosser, weicher Beute befähigt sind, stellen die beiden typischen Falter- und Schwärmer spezialisten *P. auritus* und *P. austriacus* dar, deren Ernährung ausführlich belegt ist (HANSON 1950, KOLB 1958, ROER 1969, BARTA 1975, HEINICKE et al. 1978, KRAUSS 1978, BAUEROVA 1982, SWIFT & RACEY 1983). Die von diesen beiden Arten gefressenen Käfer sind meist klein und weich, wie zum Beispiel *Serica brunnea* (HANSON 1950, BECK in Vorb.). Oft werden ohnehin nur die weichen Abdomen gefressen.

M. bechsteini zeigt viele Parallelen zu den beiden Langohren, wobei die für einen Vertreter der Gattung *Myotis* kräftige Mandibel das Fressen härterer Beute, wie dies KOLB (1958) auch erwähnt, erlaubt.

Weiche und teilweise auch grössere Beutetiere erwartet man in der Nahrung von *M. mystacinus*, *M. brandti*, *M. nattereri*, *M. daubentoni*, *P. pipistrellus* und *P. nathusii*, welche sich mehrheitlich durch einen breiten M^3 mit N-förmigem bis W-förmigem Kronenhöckermuster und ein dünnes, feines Dentale auszeichnen. Für *M. daubentoni* und *M. mystacinus* bestätigen dies die Beutelisten von NYHOLM (1965), SWIFT & RACEY (1983) und BECK (in Vorb.). *M. nattereri* ernährt sich neben vielen kleinen und kleinsten Insekten ausgiebig von verschiedenen und teilweise tagaktiven Dipteren und Spinnen (Beck in Vorb.) und *P. pipistrellus* hauptsächlich von Dipteren und Trichopteren (SWIFT et al. 1985). Über die Ernährung von *M. brandti* und *P. nathusii* liegen keine detaillierten Daten vor. Die deutliche Dominanz des *M. temporalis* bei *P. pipistrellus* und *P. nathusii* ist wahrscheinlich eine Anpassung an das Ergreifen wehrhafter Beute. Für diese sehr kleinen Fledermausarten kann das Flattern grösserer Trichopteren und Falter zu einer starken Kieferbelastung führen und rasches Nachschnappen notwendig machen, um die Beute möglichst schnell in den Bereich der tödlich perforierenden Canini zu bringen. *P. kuhli* und *P. savii* dürften in der Lage sein, auch härtere Chitinpanzer zu zertrümmern. Darauf deuten die kräftigen Dentale und bei *P. kuhli* zusätzlich die mächtigen oberen Canini hin.

B. barbastellus besitzt eine sehr kurze und kräftige Mandibel und eine kompakte Kaufläche mit stark reduziertem M^3 , der ein unvollständiges N-förmiges Kronenhöckermuster aufweist. Dies weist auf die Verarbeitung harter Beute hin, kann aber auch mit der extremen Reduktion des Viscerokraniums zusammenhängen, was auch POULTON (1929) und NATUSCHKE (1967) betonten. Die flache und breite Schnauze kann aber auch als Anpassung an das Ablesen der Beute vom flachen Untergrund, etwa von Baumstämmen, betrachtet werden. Zusammen mit *M. nattereri*, *M. bechsteini*, *M. myotis*, *M. daubentoni* und den beiden *Plecotus*-arten besitzt *B. barbastellus* Condylen, welche deutlich ventral des Neurokraniums liegen. Diese Lage ist für eine aus der Körperlängsachse abgewinkelte Kopfstellung ideal und ist typisch für Substratableser. Solche Arten haben auch breite Flügel und mit Ausnahme von *M. myotis* eine geringe Flügelbelastung, was ihnen ein langsames Fliegen erlaubt. *M. nattereri*, *P. auritus* und *P. austriacus* sind dank der zusätzlich

langen Flügelspitzen bestens zum Rüttelflug befähigt, wie dies NORBERG (1970 und 1976) bereits für die beiden *Plecotus*-Arten aufzeigen konnte. Für *M. nattereri* steht diese Flügelmorphologie und die Condylenposition im Zusammenhang mit den von BECK (in Vorb.) und BAUEROVA (1986) im Kot dieser Art nachgewiesenen zahlreichen Überresten tagaktiver Dipteren und Spinnen, welche im Rüttelflug vom Substrat abgelesen werden. Der grosse und schwere Körper von *M. myotis* mit entsprechend hoher Flügellast und die kurzen Flügel, die zum Fliegen in dichter Vegetation geeignet sind, können damit erklärt werden, dass sich diese Art hauptsächlich am Boden aufhält. Die weit hinten und bei den Vertretern der Gattung *Nyctalus* sogar hinter dem Neurokranium liegenden Condylen verleihen den schmalflügligen Arten mit mittlerer und grosser Flügelbelastung und teilweise langen Flügelspitzen die optimale Aerodynamik eines in der Körperlängsachse liegenden Schädels. Die Flügelmorphologie weist diese Arten denn auch als schnelle Flieger und gute Migranten aus, wie dies an anderen Arten bereits dargestellt werden konnte (FINDLEY et al. 1972, FREEMAN 1981b, BAAGOE in press, NORBERG in press).

5. ZUSAMMENFASSUNG

Von 19 einheimischen Arten von Glattnasen-Fledermäusen (Chiroptera, Vespertilionidae) wurden in den letzten acht Jahren 1661 Spezimina in eine Arbeitssammlung aufgenommen. An 526 adulten Individuen aus dieser Sammlung wurden die beim Beutefang und bei der Nahrungsverarbeitung wichtigen Strukturen des Schädels und des Verdauungstraktes morphologisch und histologisch untersucht. Die Flügelmorphologie wurde an adulten Sammlungsexemplaren und an 654 lebenden Individuen erfasst. Die Ontogenese der Darmentwicklung konnte morphologisch und histologisch an 25 juvenilen Exemplaren von *M. myotis*, *P. pipistrellus* und *N. noctula* untersucht werden. Die Topographie des Verdauungstraktes wurde mit Plastilin nachmodelliert, während die Schleimhautreliefs nach Methylenblaufärbung photographisch festgehalten wurden. Die Histoarchitektur von Oesophagus, Magen und Darm wurde mit herkömmlichen Methoden erarbeitet. Zahnstrukturen und Schäeldimensionen wurden morphologisch vermessen, zeichnerisch festgehalten und ausgehend von bestehenden Modellvorstellungen funktionell interpretiert. Die Flügelmorphologie konnte anhand der Extremitätenknochen erfasst und in Anlehnung an die aerodynamischen Modelle von FINDLEY et al. (1972), BAAGOE (in press.) und NORBERG (1970, in press.) im Zusammenhang mit dem Nahrungserwerb gedeutet werden.

Die Verhornung des Oesophagusepithels stellt einen mechanischen Schutz vor Chitinpanzerbruchstücken dar. Sie ist typisch für käferfressende Arten wie *M. myotis*, welche ihre Beute im Mund nur grob zerkleinern. Die im Bereich der unteren Prämolaren zwischen Lippe und Zahnreihe gelegene Zahnfleischpapille ist von quergestreiften Muskeln und Nerven durchzogen. Sie dient als Widerlager beim Abbeissen und Auswerfen harter und kantiger Chitinpanzerstücke. Sie kann zusätzlich durch Fettkörper und Knorpel versteift sein und ist von Art zu Art recht unterschiedlich ausgebildet. Arten, welche mit Hilfe dieser Zahnfleischpapille die Beute fein zerkleinern können, weisen, selbst wenn harte Käfer zu ihrer Nahrung gehören, keine Oesophagusverhornung auf.

Von den untersuchten Arten haben die Vertreter der Gattungen *Pipistrellus*, *Nyctalus* und *Eptesicus* den Darm maximal verkürzt. Der für diese Gattungen einheitliche Situs des Darms besteht aus einer einfachen, auf sich selber aufspiralisierten Schlaufe. Demgegenüber haben die Vertreter der Gattungen *Myotis*, *Vespertilio* und *Plecotus* einen weniger stark reduzierten, in Abhängigkeit von der Länge in mehrere Richtungen aufgewickelten und topographisch nicht einheitlich angeordneten Darm.

Die Reduktion der Darmlänge und die damit verbundene Gewichtsreduktion bei den Gattungen *Pipistrellus* und *Nyctalus* dienen zusammen mit den occipital verlagerten Condylen und der daraus resultierenden Torpedoform der Optimierung der Aerodynamik dieser schmalflügligen schnellen Freiraumflieger.

Die sich ontogenetisch von kaudal nach rostral aus einem Zottenrelief differenzierenden quergestellten Zotten oder Zick-Zack-Querfalten der Schleimhautoberfläche des Darms vergrößern nicht nur die sezernierenden und resorbierenden Oberflächen, sondern sie verringern die Durchlaufgeschwindigkeit des Chymus. Bei kurzen Jagdaktivitätsphasen gewährleistet diese strukturelle Konstellation eine optimale Verdauung während den nächtlichen Jagdaktivitätsunterbrüchen, wie wir sie für *P. nathusii*, *N. leisleri* und *N. noctula* nachweisen konnten.

Beim Beuteergreifen und beim mechanischen Beutezerkleinern wirken am Vespertilionidenschädel eine Vielzahl statischer und mechanischer Kompo-

nenten zusammen, deren Grösse, Proportionalität und Stabilität von der Beutegrösse und Beutehärte abhängen. Innerhalb einer Gattung bedeutet eine Reduktion der Kaufläche mit gleichzeitiger Verstärkung der Mandibel und Dominanz des *M. temporalis* eine Anpassung an die mechanische Bearbeitung harter Beuteinsekten. Diese Verhältnisse sind für Käferfresser wie *M. myotis* und *E. serotinus* typisch. Eine feine Mandibel mit langer Kaufläche und mässiger Ausbildung des Schläfenmuskels charakterisiert Arten wie *M. mystacinus* und *M. daubentoni*, welche kleine und weiche Insekten erbeuten. Ein tief gelegenes Kiefergelenk zusammen mit einer feinen Mandibel und gut entwickeltem *M. masseter* ist für das Verarbeiten grosser aber weicher Beute günstig. Falterfresser wie *P. auritus* und *P. austriacus* zeigen diese Verhältnisse.

Anpassungen an die Art und Weise des Beuteergreifens, wie Reduktion des Viscerokraniums, Dominanz des *M. temporalis* und damit zusammenhängende Kauflächenreduktion, können die mit der Beutehärte und Beutegrösse im Zusammenhang stehenden Verhältnisse einzelner Schädelkomponenten stark beeinflussen.

Anpassungen an harte Beuteinsekten treten in Zusammenhang mit Einwegspezialisierung (ZISWILER 1981) oder Diversifikation auf. Solche morphologischen Adaptationen sind für die aktuelle Präsenz einer Art in einer spezifischen trophischen Nische verantwortlich. Sie können jedoch auch nur ausnahmsweise, z.B. saisonal, von Bedeutung sein.

7. ZITIERTE LITERATUR

- ACKERMANN, G. (1984): Diät, Aktivitätsmuster und Jagdgebiete des Grossen Mausohrs *Myotis myotis* (Borkhausen, 1797). Dipl. Arbeit Univ. Zürich, 37 Seiten.
- AELLEN, V. (1971): La chauve-souris *Plecotus austriacus* (Fischer) en Suisse. Actes du 4^e Congr. suisse Spéléologie, Neuchâtel, Septembre 1970: 167-172.
- BAAGOE, H.J. (1973): Taxonomy of two sibling species of bats in Scandinavia *Myotis mystacinus* and *Myotis brandti* (Chiroptera). Vidensk. Meddr. dansk naturh. Foren. 136:191-216.
- (in press): The Scandinavian bat fauna: adaptive wing morphology and free flight in the field, 57-74. In Recent Advances in the Study of Bats. Editors: M. B. Fenton, P. A. Racey, J. M. V. Rayner, 355pp.
- BALLABENI, P. (1984): Vergleichend-anatomische Untersuchungen am Verdauungstrakt von *Eptesicus nilssonii*, *Myotis daubentonii* und *Plecotus auritus* (Mammalia: Chiroptera). Dipl. Arbeit Univ. Zürich, 54 Seiten.
- BARTA, Z. (1975): Zur Nahrung des Braunen Langohrs (*Plecotus auritus* L.). Lynx (n.s.) 17:5-6.
- BAUER, K. (1960): Die Säugetiere des Neusiedlersee-Gebietes (Oesterreich). Bonn. zool. Beitr. 11(2-4):141-344.
- BAUEROVA, Z. (1978): Contribution to the trophic ecology of *Myotis myotis*. Fol. zool. 27(4):305-316.
- (1982): Contribution to the trophic ecology of the Grey Long-Eared bat, *Plecotus austriacus*. Fol. Zool. 31(2):113-122.
- (1986): Towards an understanding of the trophic ecology of *Myotis nattereri*. Fol. zool. 35(1):55-61.
- BECK, A. (in Vorb.): Beitrag zur Ernährung einheimischer Fledermausarten. Dipl. Arbeit Universität Zürich.
- BHIDE, S.A. (1979): Observations on the anatomy, histology and histochemistry of the stomach of the vespertilionid bat *Miniopterus schreibersii* (Kuhl). Proc. Ind. Acad. sci. 88B(1):1-12.
- BUCHLER, E.R. (1975): Food transit time in *Myotis lucifugus* (Chiroptera: Vespertilionidae). J. Mam. 56(1):252-255.
- CORBET, G.B. (1978): The Mammals of the Palearctic Region: a taxonomic review. London and Ithaca, British Museum, Cornell Univ. Press, 314 Seiten.
- CRANBROOK, the Earl of & H.G. BARRETT (1965): Observations of Noctule bats (*Nyctalus noctula*) captured while feeding. Proc. Zool. Soc. London 144:1-24.
- DAS, S.M. & T.K. KOUL (1970): The morphology of the alimentary canal and associated glands in the Kashmir bat (*Pipistrellus mimus*). Kashmir sci. 7:138-146.
- DEGN, H.J. (1983): Field activity of a colony of Serotine Bats (*Eptesicus serotinus*). *Nyctalus* (N.F.) 1(6):521-530.
- EISENTRAUT, M. (1950): Die Ernährung der Fledermäuse. Zool. Jahrb. Syst. 79:114-177.
- FINDLEY, J.S.; STUDIER, E.H. & D.E. WILSON (1972): Morphologic properties of bat wings. J. Mam. 53:429-444.
- FISCHER, H. (1909): Über funktionelle Anpassungen am Fledermausmagen. Arch. ges. Phys., Bonn 129:113-137.

- FORMAN, G.L. (1971): Gastric morphology in selected mormoopid and glos-sophagine bats as related to systematic problems. Trans. Illinois Acad. Sci. 64:273-282.
- (1972): Comparative morphological and histochemical studies of stomachs of selected American bats. Univ. Kansas Sci. Bull. 49:591-729.
- (1973): Studies of gastric morphology in North American Chiroptera (Emballonuridae, Noctilionidae and Phyllostomatidae). J. Mammal. 54:909-923.
- FREEMAN, P. W. (1979): Spezialized insectivory: beetle-eating and moth-eating molossid bats. J. Mamm. 60(3):467-479.
- (1981a): Correspondence of food habits and morphology in insectivorous bats. J. Mamm. 62(1):166-173.
- (1981b): A multivariate study of the family Molossidae (Mammalia, Chiroptera): Morphology, Ecology, Evolution. Fieldiana (N.S.) 7:1-173.
- GAUCKLER, A. & M. KRAUS (1970): Kennzeichen und Verbreitung von *Myotis brandti* (Eversmann, 1845). Z. Säugetierk. 35:113-124.
- GEHBARD, J. & K. HIRSCHI (1985): Analyse des Kotes aus einer Wochenstube von *Myotis myotis* (Borkh., 1797) bei Zwingen (Kanton Bern, Schweiz). Mitt. naturf. Ges. Bern N.F. 42:129-144.
- HACKETHAL, H. (1982): Zur Merkmalsvariabilität mitteleuropäischer Bartfledermäuse unter besonderer Berücksichtigung der Verbreitung und der ökologischen Ansprüche von *Myotis brandti* (Eversmann 1845). *Nyctalus* (N.F.) 1(4/5):393-410.
- (1983): Bemerkungen zum Begriff "taxonomisches Merkmal" und seine Anwendung bei *Pipistrellus nathusii* (Keyserling und Blasius 1839) und *P. pipistrellus* (Schreber 1774) (Chiroptera: Vespertilionidae). *Nyctalus* (N.F.) 1(6):572-576.
- HAFFNER, M. & V. ZISWILER (1985): Histologische Untersuchungen am Integument der Füße mitteleuropäischer Fledermausarten (Mammalia, Chiroptera). *Rev. suisse Zool.* 92(4):857-862.
- HAMPERL, E. (1923): Beitrag zur Kenntnis des Dünn- und Dickdarmes der Insektivoren und Chiropteren. Wiener Akad. Anz. 14:109-110.
- HANAK, V. (1966): Zur Systematik und Verbreitung der Gattung *Plecotus*, Geoffroy, 1818 (Mammalia, Chiroptera). *Lynx* 6:57-66.
- (1970): Notes on the distribution and systematics of *Myotis mystacinus* Kuhl, 1819. *Bijdragen tot de Dierkunde* 40(1):40-44.
- HANSON, B.H. (1950): Langorade fladdermusen, *Plecotus auritus* L.; dietlista med kommentarer. *Fauna och Flora* I:1-20.
- HARRISON, D.L., M.A., M.B., B.Ch., F.Z.S. (1964): Some systematic and anatomical observations on the Formosan Tailless Leaf-nosed bat, *Coelops frithi formosanus* Horikawa 1928. *Mammalia* 88-93.
- HEINICKE, W. & G. und A. KRAUSS (1978): Zum Beutespektrum des Braunen Langohrs, *Plecotus auritus* L. *Nyctalus* (N.F.) 1:49-52.
- HEISE, G. (1979): Zur Unterscheidung von Rauhhaut- und Zwergfledermaus (*Pipistrellus nathusii* und *Pipistrellus pipistrellus*) nach der Länge des 5. Fingers. *Nyctalus* (N.F.) 1(2):161-164.
- (1982): Zu Vorkommen, Biologie und Ökologie der Rauhhautfledermaus (*Pipistrellus nathusii*) in der Umgebung von Prenzlau (Uckermark), Bezirk Neubrandenburg. *Nyctalus* (N.F.) 1(4/5):281-300.
- HOWES, C.A. (1974): Notes on the prey and feeding behavior of the Noctule bat. *Naturalist London* 930:107-110.
- JAKOBSHAGEN, E. (1920): Zur Morphologie des Oberflächenreliefs der Rumpfdarmschleimhaut der Amphibien. *Jen. Z. Naturw.* 53:361-430.

- KOLB, A. (1954): Biologische Beobachtungen an Fledermäusen. Säugetierkundl. Mitt. 2:15-26.
- (1958): Nahrung und Nahrungsaufnahme bei Fledermäusen. Z. Säugetierkd. 23:84-95.
- (1959): Über die Nahrungsaufnahme einheimischer Fledermäuse vom Boden. Zool. Anz. 22:162-168.
- KRAUSS, A. (1978): Materialien zur Kenntnis der Ernährungsbiologie des Braunen Langohrs (*Plecotus auritus* L.)(Mammalia, Chiroptera). Zool. Abh. Mus. Tierkunde Dresden 34(22):325-337.
- KUEHLHORN, F. (1938): Anpassungserscheinungen am Kauapparat bei ernährungsbiologisch verschiedenen Säugetieren. Zool. Anz. 121(1/2):1-17.
- LABEE, A.H. & A.M. VOUTE (1983): Voedselkeuze van een kolonie laatvliegers *Eptesicus serotinus* (Schreber, 1774). Lutra 26:12-19.
- LAUFENS, G. (1973): Beiträge zur Biologie der Fransenfledermäuse (*Myotis nattereri* Kuhl, 1818). Z. Säugetierkunde 38:1-14.
- LEHMANN, R. (1984): *Myotis mystacinus* (Kuhl, 1819) and *Myotis brandti* (Eversmann, 1845) in Finland. *Myotis* 21-22:96-101.
- LENNEP, E.W. van (1962): The histology of the mucosa of the small intestine of the longnosed bandicoot (*Perameles nasuta* Geoffroy) with special reference to intestinal secretion. *Acta anat.* 50:73-89.
- LUTZ, M. (1985): Kinematographische Analyse der Kinetik des Kauvorganges bei Fledermäusen. Dipl. Arbeit Univ. Zürich, 42 Seiten.
- , M. ZAHNER & H.P. STUTZ (1986): Die gebäudebewohnenden Fledermausarten des Kantons Graubünden. *Jber. Natf. Ges. Graubünden* 103:91-140.
- MATHIS, J. (1928a): Beitrag zur Kenntnis des Fledermausdarmes. Z. mikr. anat. Forsch. 12:595-647.
- (1928b): Über die Brunner'schen Drüsen und über Körnchenzellen einiger Fledermäuse. *Anat. Anz.* 65:1-7.
- MOLLER, W. (1932): Das Epithel der Speiseröhrenschleimhaut der blütenbesuchenden Fledermaus *Glossophaga sorricina* im Vergleich zu insektenfressenden Chiropteren. Z. mikr. anat. Forsch. 29:637-653.
- MÜLLER, A. & M. WIDMER (1985): Zum Vorkommen der Langohrfledermäuse *Plecotus auritus* (Linnaeus, 1758) und *Plecotus austriacus* (Fischer, 1829) im Kanton Schaffhausen. *Mitt. naturf. Ges. Schaffhausen* XXXII:215-222.
- NATUSCHKE, G. (1960): Heimische Fledermäuse. Die Neue Brehm-Bücherei, Band 269, 146 Seiten.
- NORBERG, U.M. (1970): Hovering flight of *Plecotus auritus* Linnaeus. *Bijdragen tot de Dierkunde* 40(1):62-66.
- (1976): Aerodynamics of hovering flight in the Long-eared bat *Plecotus auritus*. *J. Exp. Biol.* 65(2):459-470.
- (in press): Wing form and flight mode in bats, 43-56. In *Recent Advances in the Study of Bats*. Editors: M. B. Fenton, P. A. Racey, J. M. V. Rayner, 355pp.
- NYHOLM, E.S. (1965): Zur Ökologie von *Myotis mystacinus* (Leisl.) und *M. daubentoni* (Leisl.)(Chiroptera). *An. zool. Fennici* 2:77-123.
- POULTON, E.B. (1929): British insectivorous bats and their prey. *Proc. Zool. Soc. London* XIX:277-303.
- RACEY, P.A. & S.M. SWIFT (1985): Feeding ecology of *Pipistrellus pipistrellus* (Chiroptera: Vespertilionidae) during pregnancy and lactation. I. Foraging behaviour. *J. anim. ecol.* 54:205-215.

- ROBIN, A. (1881): Recherches anatomiques sur les mammiferes de l'ordre des Chiropteres. Ann. des Sc. nat. 6 ser. Zool. 12:1-180.
- ROER, H. (1969): Zur Ernährungsbiologie von *Plecotus auritus* (L.)(Mam. Chiroptera). Bonn. zool. Beitr. 20(4):378-383.
- ROUK, C.S. & B.P. GLASS (1970): Comparative gastric histology of five North and Central american bats. J. Mammal. 51:455-472.
- RUPRECHT, A. (1965): Methody wyrozniania *Plecotus austriacus* Fischer, 1829 i nowe stanowiska tego gatunku w Polsce. Acta theriol. X, 14:215-220.
- (1969). Taxonomic Value of Mandible Measurements in the Genus *Plecotus* Geoffroy, 1818. Acta theriol. XIV, 6:63-68.
- RYDELL, J. (1986): Foraging and diet of the northern bat *Eptesicus nilssonii* in Sweden. Holarctic Ecology 9:272-276.
- SCHMIDT, A. (1978): Zum Geschlechtsdimorphismus der Raauhautfledermaus (*Pipistrellus nathusii*) nach Funden im Bezirk Frankfurt/O. *Nyctalus* (N.F.) 1(1):41-46.
- SCHULTZ, W. (1965): Studien über den Magen-Darm-Kanal der Chiropteren. Z. Wiss. Zool. 171:240-391.
- STORCH, G. (1968): Funktionsmorphologische Untersuchung an der Kaumus- kulatur und an korrelierten Schädelstrukturen der Chiropteren. Abh. senckenberg. naturforsch. Ges. 517:1-92.
- STUTZ, H. P. (1985): Fledermäuse im Kanton Schaffhausen. Neujahrsbl. Natf. Ges. Schaffhausen 37, 39 Seiten.
- & M. HAFFNER (1984a): Summer colonies of *Vespertilio murinus* Linnaeus, 1758 (Mammalia: Chiroptera) in Switzerland. *Myotis* 21/22:109-112.
- & ---- (1984b): Maternity roosts of the Mouse-Eared Bat *Myotis myotis* (Borkhausen, 1797) in the central and eastern parts of Switzerland. *Myotis* 21/22:180-184.
- & ---- (1984c): Distribuzione e abbondanza di *Pipistrellus pipistrellus* e *Pipistrellus kuhli* (Mammalia: Chiroptera) in volo di caccia nella Svizzera meridionale. Bol.soc.ticinese sci.nat. LXXII:137-144.
- & ---- (1984d): Arealverlust und Bestandesrückgang der Kleinen Hufeisen- nase *Rhinolophus hipposideros* (Bechstein, 1800) (Mammalia: Chiroptera) in der Schweiz. Jber.Natf.Ges.Graubünden 101:169-178.
- & ---- (1984e): Geschlechtsspezifische saisonale Anwesenheit einiger mitteleuropäischer Fledermausarten in der Zentral- und Ostschweiz. Mitt.natf.Ges. Schaffhausen XXXII:209-213.
- & ---- (1985a): Baumhöhlenbewohnende Fledermausarten der Schweiz. Schweiz.Z.Forstwes. 136(11):957-963.
- & ---- (1985b): Wochenstuben und Sommerquartiere der Zwergfledermaus *Pipistrellus pipistrellus* (Schreber, 1774) (Mammalia: Chiroptera) in der Schweiz. Jber.Natf.Ges.Graubünden 102:129-135.
- & ---- (1986a): Activity patterns of non-breeding populations of *Nyctalus noctula* (Mammalia, Chiroptera) in Switzerland. *Myotis* 23/24:149-155.
- & ---- (1986b): The reproductive status of *Nyctalus noctula* (Schreber, 1774) in Switzerland. *Myotis* 23/24:131-136.
- & V. ZISWILER (1984): Morphological and histological investigations of the digestive tract of middle european bats (Mammalia: Chiroptera). *Myotis* 21- 22:41-46.
- & ---- (1985): Morphologische und histologische Untersuchungen der Mundschleimhaut des Unterkiefers mitteleuropäischer Fledermausarten (Mammalia, Chiroptera). Rev. suisse Zool. 92(4):851-855.
- SWARUP, B., KUMAR, D. & B.N. SINHA (1971): The histological structure of stomach in Bat (*Rhinofome kinneari*). Indian J. Med. Res. 59:259-264.

- SWIFT, S.M. (1980): Activity patterns of *Pipistrelle* bats (*Pipistrellus pipistrellus*) in north-east Scotland. *J. Zool. London* 190:285-295.
- & P.A. RACEY (1983): Resource partitioning in two species of vespertilionid bats (*Chiroptera*) occupying the same roost. *J. zool. London* 200:249-259.
- ; RACEY, P.A. & M.I. AVERY (1985): Feeding ecology of *Pipistrellus pipistrellus* (*Chiroptera: Vespertilionidae*) during pregnancy and lactation. II. *Diet. J. anim. ecol.* 54:217-225.
- TOPAL, G. (1958): Morphological Studies on the Os Penis of Bats in the Carpathian Basin. *Ann. hist.-nat. Mus. Hungar. (N.S.IX)* 50:331-342.
- TUPINIER Y, & V. AELLEN (1978): Presence de *Myotis brandti* (Eversmann, 1845) (*Chiroptera*) en France et en Suisse. *Rev. suisse Zool.* 85(2):449-456.
- ZAHNER, M. (1984): Nahrungszusammensetzung, Aktivität und nächtliche Aufenthaltsgebiete der Grossen Hufeisennase *Rhinolophus ferrumequinum* (*Chiroptera, Rhinolophidae*). *Dipl. Arbeit Univ. Zürich*, 39 Seiten.
- ZIHLER, F. (1981): Vergleichend-morphologische Untersuchungen am Verdauungstrakt von Cichliden (*Perciformes, Pisces*) zur Abklärung ihrer systematischen Stellung. *Diss. Univ. Zürich*, 97 Seiten.
- ZISWILER, V. (1967): Vergleichend morphologische Untersuchungen am Verdauungstrakt körnerfressender Singvögel zur Abklärung ihrer systematischen Stellung. *Zool. Jahrb. Syst.* 94:427-520.
- ; (1981): Spezialisierung im Ernährungs- und Verdauungssystem der Wirbeltiere: Möglichkeiten und Limiten der Adaptation. *Rev. suisse Zool.* 88:829-834.

Tab. 2: Darmlänge, Kopftrumpflänge und relative Darmlänge (DL/KRL) ausgewählter Vespertilionidenarten (N = Anzahl untersuchter Individuen).

Art	Darmlänge (mm)	N	Kopf- Rumpflänge (mm)	N	DL/KRL
M. mystacinus	105	4	41	4	2.5
M. bechsteini	128	2	45	1	2.8
M. myotis	203	5	70	5	2.9
M. daubentoni	226	2	43	7	5.2
P. pipistrellus	91	4	41	12	2.2
P. nathusii	104	4	48	16	2.2
P. kuhli	90	4	43	5	2.1
P. savii	90	2	46	1	2.0
N. leisleri	122	2	60	6	2.0
N. noctula	166	5	73	12	2.3
E. nilssoni	95	2	52	1	1.8
E. serotinus	135	4	73	1	1.8
V. murinus	160	5	55	11	2.9
P. auritus	127	5	42	10	3.0
P. austriacus	103	2	45	7	2.3

Tab. 3: Zusammenfassung der Flügelmorphologie Stichprobenumfang (N VAL.), Minimalwert (MIN), Maximalwert (MAX), Mittelwert (MEAN) und Standardabweichung (STD D.). Angaben in mm, mm² und g/cm², Abkürzungen siehe Tab. 1.

	WAREA	TIPIN	ASPEC	WLOAD	RWILE
Myotis mystacinus					
N VAL.	21.000	21.000	21.000	21.000	21.000
MIN	7421.100	1.562	1.961	0.046	2.080
MAX	8760.960	1.721	2.094	0.054	2.333
MEAN	8072.663	1.633	2.023	0.050	2.203
STD D.	420.215	0.035	0.036	0.003	0.064
Myotis brandti					
N VAL.	1.000	1.000	1.000	0	0
MIN	8399.520	1.551	2.020		
MAX	8399.520	1.551	2.020		
MEAN	8399.520	1.551	2.020		
STD D.	0.000	0.000	0.000		
Myotis nattereri					
N VAL.	2.000	2.000	2.000	2.000	2.000
MIN	11458.800	1.754	1.965	0.062	2.721
MAX	12023.060	1.785	2.009	0.065	2.818
MEAN	11740.930	1.770	1.987	0.064	2.769
STD D.	398.992	0.021	0.031	0.002	0.069
Myotis bechsteini					
N VAL.	3.000	3.000	3.000	3.000	3.000
MIN	10501.840	1.562	1.993	0.083	2.324
MAX	12023.060	1.634	2.084	0.095	2.442
MEAN	11410.700	1.597	2.028	0.088	2.389
STD D.	802.784	0.036	0.049	0.006	0.060
Myotis myotis					
N VAL.	107.000	109.000	107.000	107.000	109.000
MIN	22876.000	1.289	1.932	0.083	2.087
MAX	31862.000	1.811	2.102	0.133	2.566
MEAN	26850.614	1.691	2.025	0.106	2.360
STD D.	1842.207	0.055	0.034	0.009	0.082
Myotis blythi					
N VAL.	1.000	1.000	1.000	0	0
MIN	22860.800	1.562	1.979		
MAX	22860.800	1.562	1.979		
MEAN	22860.800	1.562	1.979		
STD D.	0.000	0.000	0.000		

	WAREA	TIPIN	ASPEC	WLOAD	RWILE
Myotis daubentonii					
N VAL.	14.000	15.000	14.000	12.000	15.000
MIN	8976.460	1.611	1.930	0.075	2.122
MAX	11470.400	1.733	2.067	0.096	2.488
MEAN	10269.197	1.661	1.976	0.084	2.312
STD D.	642.039	0.033	0.035	0.006	0.091
Pipistrellus pipistrellus					
N VAL.	100.000	100.000	100.000	100.000	100.000
MIN	5782.800	1.639	1.986	0.047	1.949
MAX	7950.880	1.869	2.246	0.088	2.264
MEAN	6910.021	1.759	2.151	0.066	2.130
STD D.	451.627	0.042	0.039	0.005	0.075
Pipistrellus nathusii					
N VAL.	125.000	125.000	125.000	125.000	125.000
MIN	7656.240	1.717	2.005	0.056	1.836
MAX	9707.480	1.898	2.157	0.117	2.121
MEAN	8661.390	1.809	2.079	0.081	1.988
STD D.	455.215	0.037	0.028	0.012	0.056
Pipistrellus kuhlii					
N VAL.	18.000	18.000	18.000	18.000	18.000
MIN	7479.680	1.691	2.032	0.065	2.057
MAX	9407.040	1.848	2.161	0.100	2.293
MEAN	8479.643	1.776	2.084	0.086	2.179
STD D.	496.760	0.044	0.033	0.009	0.072
Pipistrellus savii					
N VAL.	23.000	23.000	23.000	23.000	23.000
MIN	7017.500	1.616	2.057	0.087	1.893
MAX	9179.100	1.761	2.192	0.114	2.146
MEAN	8095.976	1.697	2.121	0.099	2.013
STD D.	594.684	0.039	0.036	0.007	0.074
Nyctalus leisleri					
N VAL.	36.000	36.000	36.000	37.000	36.000
MIN	10653.720	1.674	2.312	0.087	1.901
MAX	13525.600	1.798	2.515	0.155	2.134
MEAN	11838.048	1.748	2.422	0.123	2.002
STD D.	615.665	0.031	0.044	0.011	0.049
Nyctalus noctula					
N VAL.	88.000	88.000	88.000	97.000	88.000
MIN	15208.520	1.676	2.514	0.103	1.887
MAX	18957.440	1.857	2.699	0.177	2.181
MEAN	17025.033	1.788	2.591	0.150	2.046
STD D.	715.174	0.037	0.044	0.015	0.

	WAREA	TIPIN	ASPEC	WLOAD	RWILE
Eptesicus nilssoni					
N VAL.	5.000	5.000	5.000	5.000	5.000
MIN	10518.960	1.635	2.121	0.082	2.045
MAX	12144.500	1.683	2.336	0.095	2.197
MEAN	11028.220	1.662	2.193	0.091	2.128
STD D.	693.254	0.022	0.088	0.005	0.069
Eptesicus serotinus					
N VAL.	10.000	10.000	10.000	10.000	10.000
MIN	16430.000	1.563	2.072	0.066	1.815
MAX	20272.200	1.819	2.262	0.121	2.012
MEAN	18839.386	1.715	2.154	0.104	1.950
STD D.	1050.941	0.075	0.053	0.015	0.060
Vespertilio murinus					
N VAL.	16.000	16.000	16.000	16.000	16.000
MIN	11080.640	1.620	2.143	0.070	1.968
MAX	15657.920	1.807	2.354	0.121	2.437
MEAN	12515.848	1.691	2.264	0.093	2.168
STD D.	1351.688	0.058	0.053	0.015	0.154
Barbastella barbastellus					
N VAL.	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000
MIN	11288.340	1.739	2.032	0.093	2.491
MAX	11288.340	1.739	2.032	0.093	2.491
MEAN	11288.340	1.739	2.032	0.093	2.491
STD D.	0.000	0.000	0.000		0.000
Plecotus auritus					
N VAL.	76.000	76.000	76.000	77.000	76.000
MIN	10180.720	1.612	1.951	0.048	2.341
MAX	12995.360	1.818	2.104	0.072	2.869
MEAN	11702.706	1.712	2.026	0.063	2.580
STD D.	624.068	0.045	0.036	0.004	0.094
Plecotus austriacus					
N VAL.	13.000	13.000	13.000	13.000	13.000
MIN	11320.920	1.692	1.976	0.056	2.334
MAX	13339.760	1.777	2.064	0.066	2.573
MEAN	12453.851	1.746	2.008	0.060	2.467
STD D.	596.391	0.023	0.026	0.003	0.069

Tab.4: Korrelationsmatrix der untersuchten Parameter zur Flügelmorphologie.
Abkürzungen siehe Tab. 1 (*: signifikant, $p < 0.001$)

	HBLN	WAREA	TIPIN	ASPEC	WLOAD	BWEIG
HBLN	1.000					
WAREA	0.831*	1.000				
TIPIN	-0.035	-0.301	1.000			
ASPEC	0.502*	0.019	0.336*	1.000		
WLOAD	0.848*	0.504*	0.116	0.740*	1.000	
BWEIG	0.956*	0.918*	-0.158*	0.354*	0.796*	1.000
RWILE	-0.112	0.363	-0.455*	-0.457*	-0.314*	0.094

Tab.5: Zusammenfassende Statistik der für *M. mystacinus* und *M. brandti* untersuchten taxonomisch relevanten Zahnstrukturen. Stichprobenumfang (N VAL.), Minimalwert (MIN), Maximalwert (MAX), Mittelwert (MEAN) und Standardabweichung (STD D.), Angaben in mm, Abkürzungen siehe Tab. 1

Myotis mystacinus

	HLP2	HLP3	RHLP32	HSCP4
N Val.	8.0	8.0	8.0	12.0
MIN	0.6	0.4	0.7	0.0
MAX	0.8	0.5	0.7	0.2
MEAN	0.7	0.5	0.7	0.1
STD D.	0.1	0.0	0.0	0.1

Myotis brandti

	HLP2	HLP3	RHLP32	HSCP4
N VAL	3.0	3.0	3.0	3.0
MIN	0.5	0.5	0.8	0.2
MAX	0.7	0.6	1.0	0.3
MEAN	0.6	0.5	0.9	0.2
STD D.	0.1	0.1	0.1	0.0

Tab.6: Zusammenfassende Statistik der für *P. auritus* und *P. austriacus* untersuchten taxonomisch relevanten Strukturen. Stichprobenumfang (N VAL), Minimalwert (MIN), Maximalwert (MAX), Mittelwert (MEAN) und Standardabweichung (STD D.), Angaben in mm, Abkürzungen siehe Tab. 1

Plecotus auritus

	DIG1	CORHT	CBLEN	DBT	RDBT
N VAL	78.0	26.0	32.0	28.0	27.0
MIN	6.2	2.6	14.5	3.8	25.8
MAX	7.6	3.1	15.7	4.3	27.8
MEAN	6.8	2.8	15.0	4.0	27.0
STD D.	0.3	0.1	0.3	0.1	0.5

Plecotus austriacus

	DIG1	CORHT	CBLEN	DBT	RDBT
N VAL	17.0	11.0	11.0	11.0	11.0
MIN	5.4	3.2	15.5	4.7	28.7
MAX	6.1	3.5	16.7	4.9	31.0
MEAN	5.8	3.3	16.2	4.8	29.7
STD D.	0.2	0.1	0.3	0.1	0.6

FOREA	DIG3	DIG5	HBLN	BWIG	CBLN	UMOLR	DLENG	TRCHT	M3LEN	M3WID	M1COR	M2ANG	DTHIC
Myotis bechsteini													
N VAL.	3.0	3.0	1.0	0	4.0	4.0	2.0	2.0	3.0	3.0	2.0	2.0	2.0
MIN	40.3	64.3	45.0		15.6	4.3	12.0	1.8	0.8	1.7	3.2	2.3	1.4
MAX	42.9	67.0	45.0		16.5	4.6	12.6	1.9	0.8	1.8	3.4	2.4	1.4
MEAN	41.4	66.1	45.0		16.1	4.5	12.3	1.9	0.8	1.8	3.3	2.4	1.4
STD D.	1.3	1.6	0.0		0.4	0.1	0.4	0.1	0.0	0.1	0.1	0.1	0.0
Myotis myotis													
N VAL.	131.0	109.0	4.0	103.0	6.0	6.0	6.0	6.0	6.0	6.0	6.0	6.0	6.0
MIN	57.4	82.0	68.0	20.6	21.9	6.6	17.6	2.1	0.9	2.6	4.6	3.0	1.8
MAX	66.0	113.0	72.0	34.0	22.6	7.1	18.4	2.6	1.2	3.0	5.0	3.5	2.1
MEAN	61.1	103.4	69.8	28.3	22.3	6.9	18.0	2.4	1.0	2.8	4.9	3.3	2.0
STD D.	1.8	4.4	1.7	2.4	0.2	0.2	0.3	0.2	0.1	0.2	0.2	0.2	0.1
Myotis blythi													
N VAL.	1.0	1.0	0	0	0	1.0	0	0	1.0	1.0	0	0	0
MIN	58.7	91.7	76.0			6.8			1.0	2.7			
MAX	58.7	91.7	76.0			6.8			1.0	2.7			
MEAN	58.7	91.7	76.0			6.8			1.0	2.7			
STD D.	0.0	0.0				0.0			0.0	0.0			
Myotis daubentoni													
N VAL.	23.0	15.0	7.0	2.0	6.0	7.0	7.0	7.0	7.0	7.0	7.0	7.0	7.0
MIN	35.6	58.1	40.0	7.0	13.2	3.5	10.3	1.5	0.8	1.3	2.5	1.7	1.0
MAX	40.0	67.0	47.0	10.2	14.2	3.7	10.8	1.7	0.8	1.5	3.0	2.1	1.1
MEAN	38.0	62.6	43.4	8.6	13.7	3.6	10.5	1.6	0.8	1.4	2.7	1.8	1.1
STD D.	1.2	2.4	2.4	2.3	0.3	0.1	0.2	0.1	0.0	0.1	0.2	0.2	0.1

FOREA	DIG3	DIG5	HBLN	BWEIG	CBLN	UMOLR	DLENG	TRCHT	M3LEN	M3WID	MICOR	M2ANG	DTHIC
Pipistrellus pipistrellus													
N VAL.	253.0	100.0	211.0	28.0	15.0	13.0	13.0	11.0	12.0	12.0	14.0	12.0	12.0
MIN	28.4	50.1	36.6	3.4	10.7	2.9	7.5	1.1	0.6	1.1	2.3	1.2	1.0
MAX	33.1	59.0	43.4	6.1	11.7	3.2	8.6	1.4	0.7	1.4	2.5	1.6	1.0
MEAN	31.3	54.9	40.3	4.6	11.2	3.1	8.2	1.3	0.6	1.3	2.4	1.4	1.0
STD D.	0.9	2.1	1.4	0.7	0.3	0.1	0.3	0.1	0.0	0.1	0.1	0.1	0.0
Pipistrellus nathusii													
N VAL.	190.0	125.0	158.0	108.0	21.0	21.0	21.0	15.0	17.0	17.0	18.0	16.0	19.0
MIN	31.7	55.6	42.9	4.9	11.7	3.2	8.4	1.2	0.7	1.0	2.2	1.4	0.9
MAX	35.8	66.0	48.4	10.2	13.2	3.4	9.8	1.9	0.8	1.4	3.1	1.9	1.2
MEAN	33.8	61.1	45.6	7.0	12.7	3.3	9.3	1.6	0.7	1.3	2.8	1.7	1.1
STD D.	0.9	1.8	1.2	1.3	0.4	0.1	0.3	0.2	0.1	0.1	0.2	0.1	0.1
Pipistrellus kuhlii													
N VAL.	55.0	18.0	46.0	9.0	4.0	4.0	4.0	4.0	4.0	4.0	4.0	4.0	4.0
MIN	31.8	56.7	41.6	4.6	12.2	3.5	9.5	1.2	0.7	1.3	2.6	1.7	1.2
MAX	35.4	63.0	47.8	9.5	12.9	3.8	9.7	1.6	0.8	1.6	3.0	1.9	1.4
MEAN	33.8	60.1	44.9	7.3	12.5	3.6	9.6	1.4	0.8	1.5	2.9	1.8	1.3
STD D.	0.8	2.0	1.3	1.9	0.3	0.1	0.1	0.2	0.1	0.1	0.2	0.1	0.1
Pipistrellus savii													
N VAL.	23.0	23.0	0	0	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0
MIN	32.5	53.8	40.1	11.8	11.8	3.5	9.1	1.6	0.7	1.4	2.7	1.7	1.2
MAX	36.0	62.9	46.5	12.9	12.9	3.8	9.7	1.8	0.8	1.6	2.8	1.9	1.2
MEAN	34.3	58.3	43.7	12.4	12.4	3.7	9.4	1.7	0.8	1.5	2.8	1.8	1.2
STD D.	1.0	2.5	1.7	0.8	0.8	0.2	0.4	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.0

FOREA	DIG3	DIG5	HBLN	BWEIG	CBLN	UMOLR	DLENG	TRCHT	M3LEN	M3WID	M1COR	M2ANG	DTHIC
Nyctalus leisleri													
N VAL.	45.0	36.0	5.0	15.0	5.0	5.0	5.0	5.0	5.0	5.0	5.0	5.0	5.0
MIN	41.6	72.0	59.0	10.0	14.5	4.2	11.2	1.9	0.9	1.8	3.3	1.8	1.3
MAX	45.7	82.0	61.0	18.5	15.8	4.5	11.6	1.9	0.9	1.9	3.5	2.1	1.5
MEAN	43.6	76.1	59.8	14.3	15.1	4.3	11.4	1.9	0.9	1.9	3.4	2.0	1.4
STD D.	1.0	2.1	0.8	2.5	0.6	0.1	0.2	0.0	0.0	0.1	0.1	0.1	0.1
Nyctalus noctula													
N VAL.	243.0	88.0	12.0	126.0	11.0	11.0	11.0	11.0	11.0	11.0	11.0	11.0	11.0
MIN	49.9	90.0	70.0	16.5	17.8	5.3	13.8	2.0	1.1	2.3	4.3	2.3	1.9
MAX	56.9	100.0	78.0	41.0	19.1	5.7	14.7	2.6	1.2	2.5	4.6	3.0	2.1
MEAN	53.2	95.2	72.6	26.9	18.5	5.4	14.3	2.3	1.2	2.4	4.5	2.7	2.0
STD D.	1.3	2.2	2.4	4.7	0.4	0.2	0.3	0.2	0.0	0.1	0.1	0.2	0.1
Eptesicus nilssonii													
N VAL.	7.0	5.0	3.0	1.0	6.0	7.0	6.0	6.0	7.0	7.0	6.0	6.0	6.0
MIN	36.7	67.0	49.0	10.0	13.8	4.1	10.4	1.6	0.8	1.6	3.0	1.8	1.2
MAX	42.5	71.0	53.0	10.0	15.1	4.5	11.2	2.1	1.0	1.7	3.3	2.2	1.5
MEAN	40.4	68.6	51.7	10.0	14.6	4.3	10.9	1.9	0.9	1.6	3.2	2.0	1.4
STD D.	1.9	1.5	2.3	0.0	0.5	0.2	0.3	0.2	0.1	0.0	0.1	0.1	0.1
Eptesicus serotinus													
N VAL.	15.0	10.0	1.0	5.0	4.0	5.0	5.0	5.0	4.0	4.0	4.0	4.0	4.0
MIN	47.0	85.5	73.0	12.0	18.4	5.8	14.7	2.1	0.8	2.2	4.5	2.6	2.0
MAX	56.3	93.3	73.0	24.5	20.3	6.0	15.8	2.3	0.9	2.4	5.1	3.1	2.2
MEAN	52.6	89.9	73.0	19.9	19.4	5.9	15.2	2.2	0.9	2.3	4.8	2.9	2.1
STD D.	2.0	2.9	0.0	5.0	0.8	0.1	0.4	0.1	0.1	0.1	0.3	0.2	0.1

FOREA	DIGI3	DIGI5	HBLN	BWEIG	CBLEN	UMOLR	DLENG	TRCHT	M3LEN	M3WID	M1COR	M2ANG	DTHC
Vespertilio murinus													
N VAL.	23.0	16.0	18.0	11.0	11.0	4.0	5.0	5.0	4.0	4.0	5.0	5.0	5.0
MIN	40.2	67.5	49.6	51.0	8.4	3.9	10.7	1.8	0.9	1.6	3.1	1.9	1.3
MAX	48.4	86.0	58.6	61.0	14.5	4.6	11.7	1.9	1.0	1.7	3.5	2.4	1.5
MEAN	44.6	74.7	52.9	55.3	11.3	4.3	11.1	1.8	1.0	1.6	3.4	2.2	1.4
STD D.	2.3	5.0	2.6	2.7	2.0	0.3	0.4	0.0	0.0	0.0	0.2	0.2	0.1
Barbastella barbastellus													
N VAL.	4.0	1.0	1.0	1.0	2.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0
MIN	39.1	68.0	52.7	43.0	9.0	3.5	8.3	0.6	0.7	1.5	2.3	1.6	1.1
MAX	41.7	68.0	52.7	43.0	12.0	3.5	8.3	0.6	0.7	1.5	2.3	1.6	1.1
MEAN	40.2	68.0	52.7	43.0	10.5	3.5	8.3	0.6	0.7	1.5	2.3	1.6	1.1
STD D.	1.1	0.0	0.0	0.0	2.1	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Plecotus auritus													
N VAL.	109.0	76.0	87.0	10.0	11.0	34.0	26.0	22.0	30.0	30.0	25.0	22.0	26.0
MIN	38.0	63.0	50.0	39.0	5.5	3.8	9.9	1.0	0.6	1.4	2.5	1.9	1.0
MAX	43.9	73.0	57.1	46.0	8.5	4.2	10.6	1.4	0.8	1.7	2.8	2.7	1.3
MEAN	40.2	68.7	53.7	42.2	7.3	4.0	10.3	1.2	0.7	1.6	2.6	2.3	1.1
STD D.	1.1	2.3	1.5	2.6	1.1	0.1	0.2	0.1	0.0	0.1	0.1	0.2	0.1
Plecotus austriacus													
N VAL.	19.0	13.0	14.0	6.0	1.0	11.0	10.0	11.0	11.0	11.0	11.0	8.0	11.0
MIN	39.4	67.0	53.0	44.0	7.5	4.1	10.9	1.2	0.6	1.5	2.9	2.4	1.1
MAX	41.8	73.0	58.1	48.0	7.5	4.5	11.5	1.4	0.7	1.8	3.2	2.8	1.3
MEAN	40.6	71.1	55.6	45.3	7.5	4.3	11.2	1.3	0.7	1.7	3.0	2.6	1.2
STD D.	0.8	1.6	1.5	1.8	0.0	0.1	0.2	0.1	0.0	0.1	0.1	0.1	0.1

Abbildungen

Abb. 1: Lage und äussere Form der Zahnfleischpapille (gerastert) im Vestibulum oris des rechten Gesichtsschädels bei *M. myotis* (a), *P. nathusii* (b), *N. noctula* (c), *E. serotinus* (d), *V. murinus* (e) und *P. auritus* (f).

Oben: Lateralansicht bei Okklusion

Mitte: Lateralansicht bei präparierter Mandibel

Unten: Dorsalansicht bei präparierter Mandibel.

Abb. 2: Histologischer Bau der Zahnfleischpapille im Vestibulum oris von *N. noctula*.

a: fingerförmig ins mehrschichtige Plattenepithel ausstrahlendes Bindegewebe

b: Spitze der Zahnfleischpapille mit kernlosen Lamellen des mehrschichtigen Plattenepithels im vorderen und unverhorntem mehrschichtigem Plattenepithel im hinteren Teil

c: Blutkapillare und peripherer Nerv im bindegewebigen Grundgerüst der Zahnfleischpapille

d: von basal nach apikal verlaufende quergestreifte Muskelfasern.

Abb. 3: Fettkörper in der Zahnfleischpapille von *E. serotinus*.

Abb. 4: Knorpelplatte in der Zahnfleischpapille von *E. nilssoni*.

Abb. 5: Zahnfleischpapille von *M. bechsteini*.

Abb. 6: Topographie des Verdauungstraktes von *P. pipistrellus* (a), *P. nathusii* (b), *P. kuhli* (c) und *P. savii* (d).

Abb. 7: Topographie des Verdauungstraktes von *N. leisleri* (a), *N. noctula* (b), *E. nilssoni* (c) und *E. serotinus* (d).

Abb. 8: Halbschematische Darstellung des Darmverlaufes bei *P. pipistrellus* (a), *P. nathusii* (b), *P. kuhli* (c), *P. savii* (d), *N. leisleri* (e), *N. noctula* (f), *E. nilssoni* (g), und *E. serotinus* (h).

Abb. 9: Anzahl der Darmschlaufenumkehrpunkte (DSUP) in Abhängigkeit der relativen Darmlänge (RELINLEN). Dargestellt sind die Artmittelwerte, Abkürzungen siehe Tab.1.

Abb. 10: Lage der Transversalschleife bei verschiedenen Ontogenesestadien von *P. pipistrellus* (a: Embryo, b: juveniles Individuum, c: adultes Individuum) und *N. noctula* (d: juveniles Individuum, e: adultes Individuum).

Abb. 11: Topographie des Verdauungstraktes verschiedener Ontogenesestadien von *M. myotis*.

Oben: Situationszeichnung, unten: halbschematische Darstellung des Darmverlaufs

a: Embryo, Darmlänge 100 mm; b: juveniles Individuum, Darmlänge 100 mm; c: juveniles Individuum, Darmlänge 110 mm; d: juveniles Individuum, Darmlänge 168 mm; e: adultes Individuum, Darmlänge 145 mm; f: adultes Individuum, Darmlänge 149 mm.

- Abb. 12: Längsschnitt durch die Lamellen der Darmschleimhautoberfläche von *E. serotinus*.
- Abb. 13: Aufsicht auf die Lamellen der Darmschleimhautoberfläche von *E. serotinus*.
- Abb. 14: Längsschnitt durch die V-förmigen Lamellen der Darmschleimhautoberfläche von *V. murinus*.
- Abb. 15: Aufsicht auf die Querfalten der Darmschleimhautoberfläche von *M. myotis*.
- Abb. 16: Längsschnitt durch die Querfalten der Darmschleimhautoberfläche von *M. daubentoni*.
- Abb. 17: Längsschnitt durch das Wabenmuster der Darmschleimhautoberfläche von *N. noctula*.
- Abb. 18: Condylolasallängen der untersuchten Vespertilionidenarten.
+: Medianwert, Kästchen: unteres Quartil (25 % - Punkt) bis oberes Quartil (75 % - Punkt), (): Vertrauensintervall des Medianwerts (95 %).
- Abb. 19: Relative Lage des Kopfgelenks zur Schädelkapsel (GSCB) in Abhängigkeit der relativen Flügelspitzenlänge (TIPIN). Dargestellt sind die Artmittelwerte, Abkürzungen siehe Tab.1.
- Abb. 20: Relative Länge des M^3 (M3LUMOLR) in Abhängigkeit der relativen Dentaletdicke (DTHDL). Dargestellt sind die Artmittelwerte, Abkürzungen siehe Tab.1.
- Abb. 21: Relative Länge des M^3 (M3LUMOLR) in Abhängigkeit des Drehmomentverhältnisses von *M. temporalis* zu *M. angularis* (M1M2). Dargestellt sind die Artmittelwerte, Abkürzungen siehe Tab.1.
- Abb. 22: Relative Dentaletdicke (DTHDL) in Abhängigkeit des Drehmomentverhältnisses von *M. temporalis* zu *M. angularis* (M1M2). Dargestellt sind die Artmittelwerte, Abkürzungen siehe Tab.1.
- Abb. 23: Relative Höhe des Kiefergelenks über der funktionellen Kauebene (TRCDL) in Abhängigkeit des Drehmomentverhältnisses von *M. temporalis* zu *M. angularis* (M1M2). Dargestellt sind die Artmittelwerte, Abkürzungen siehe Tab.1.
- Abb. 24: Maxillare Zahnreihen von *E. serotinus* (a), *M. myotis* (b), *P. nathusii* (d), und *M. daubentoni* (e).
- Abb. 25: Mandibel von *P. savii* (a), *P. auritus* (b) und *B. barbastellus* (c).
- Abb. 26: Relative Flügelbreite (ASPEC) in Abhängigkeit der Flügelbelastung (WLOAD). Die Artmittelwerte sind mit Fettschrift dargestellt. Grossbuchstaben stehen für männliche, Kleinbuchstaben für weibliche Individuen. Abkürzungen siehe Tab. 1.

- Abb. 27: Höhe des P₃ (HLP3) in Abhängigkeit der Höhe des P₂ (HLP2). Grossbuchstaben stehen für weibliche, Kleinbuchstaben für männliche Tiere. *: Geschlecht unbekannt, Abkürzungen siehe Tab. 1.
- Abb. 28: Höhe des Protoconus des P⁴ (HSC4) in Abhängigkeit des Höhenverhältnisses von P₃ zu P₂ (RHLP32). Grossbuchstaben stehen für weibliche, Kleinbuchstaben für männliche Tiere. *: Geschlecht unbekannt, Abkürzungen siehe Tab. 1.
- Abb. 29: Länge des fünften Fingers (DIGI5) in Abhängigkeit der Unterarmlänge (FOREA) bei *P. pipistrellus* und *P. nathusii*. Grossbuchstaben stehen für weibliche, Kleinbuchstaben für männliche Tiere. Abkürzungen siehe Tab. 1.
- Abb. 30: Relativer Ohrblasendurchmesser (RDBT) in Abhängigkeit der Coronoidhöhe (CORHT) bei *P. auritus* und *P. austriacus*. Grossbuchstaben stehen für weibliche, Kleinbuchstaben für männliche Tiere. *: Geschlecht unbekannt. Abkürzungen siehe Tab. 1.
- Abb. 31: Relativer Ohrblasendurchmesser (RDBT) in Abhängigkeit der Länge des ersten Fingers (DIGI1). Grossbuchstaben stehen für weibliche, Kleinbuchstaben für männliche Tiere. *: Geschlecht unbekannt. Abkürzungen siehe Tab. 1.

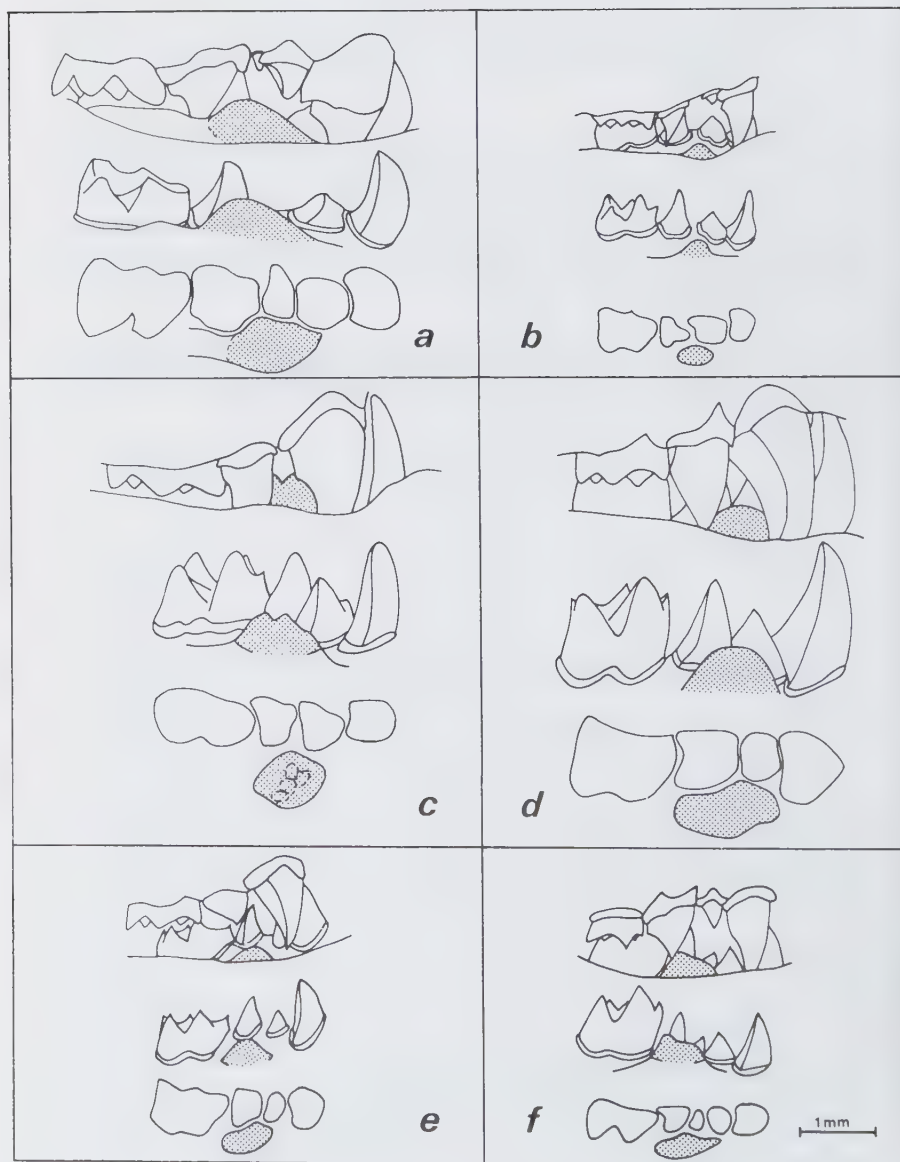


Abb. 1



Abb. 2

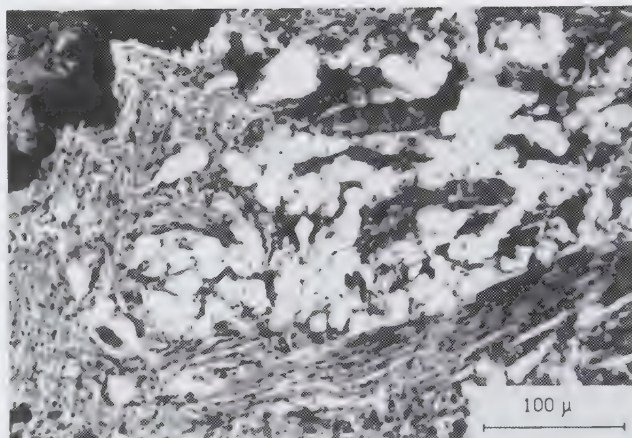


Abb. 3

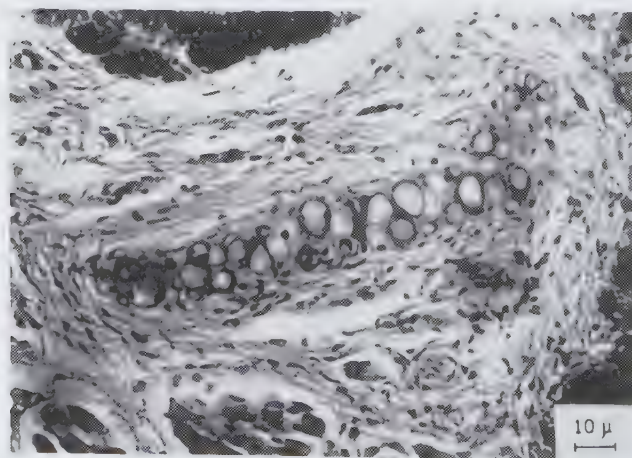


Abb. 4

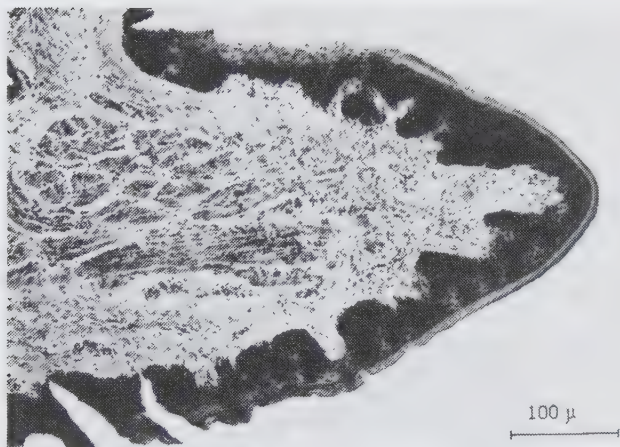


Abb. 5

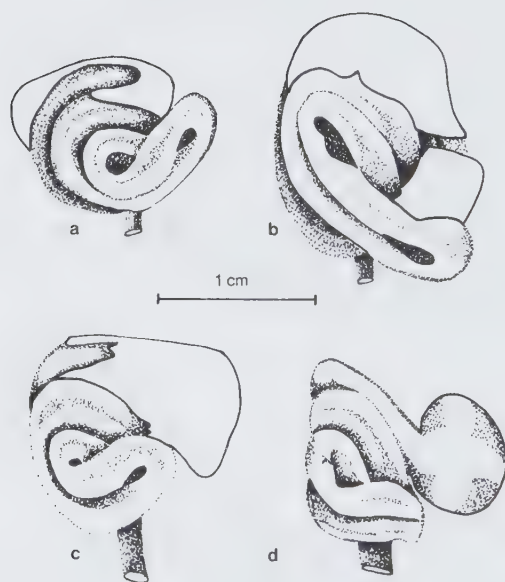


Abb. 6

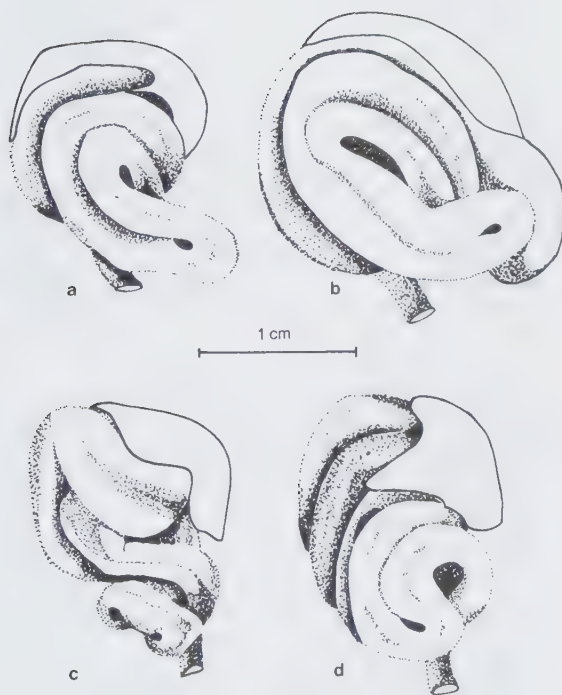


Abb. 7



Abb. 8

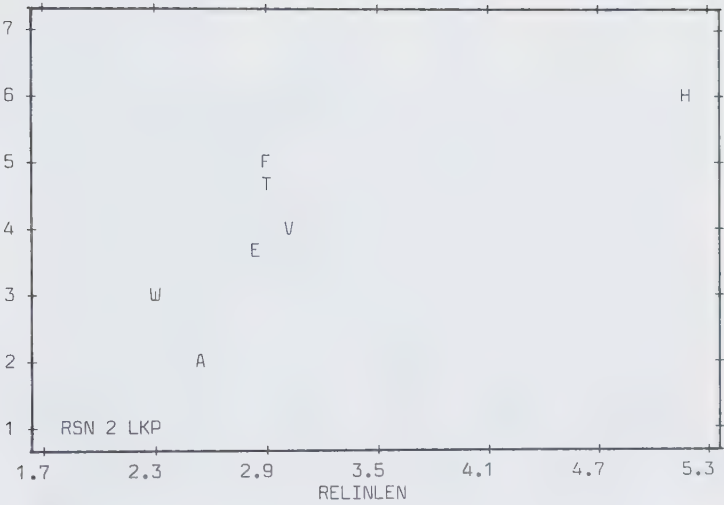


Abb. 9

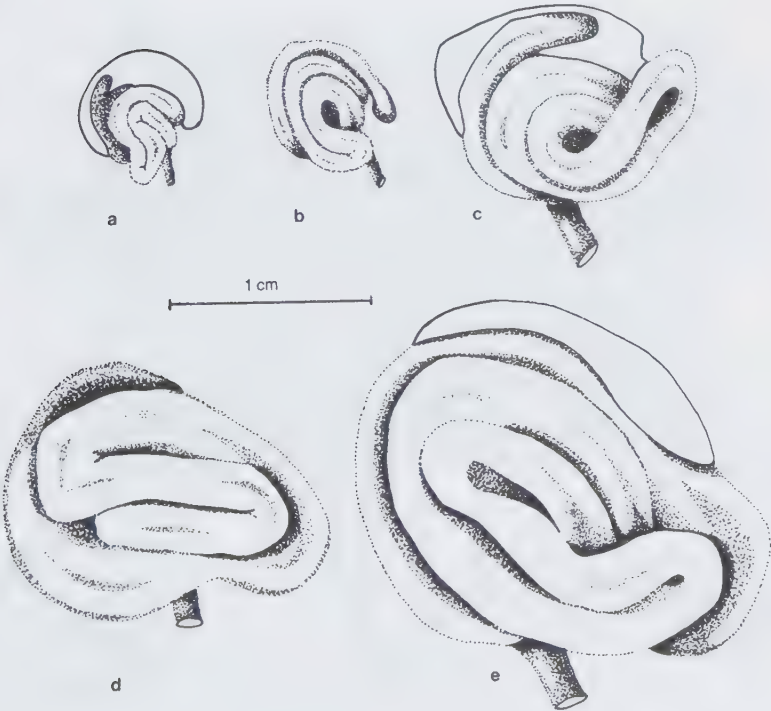


Abb. 10

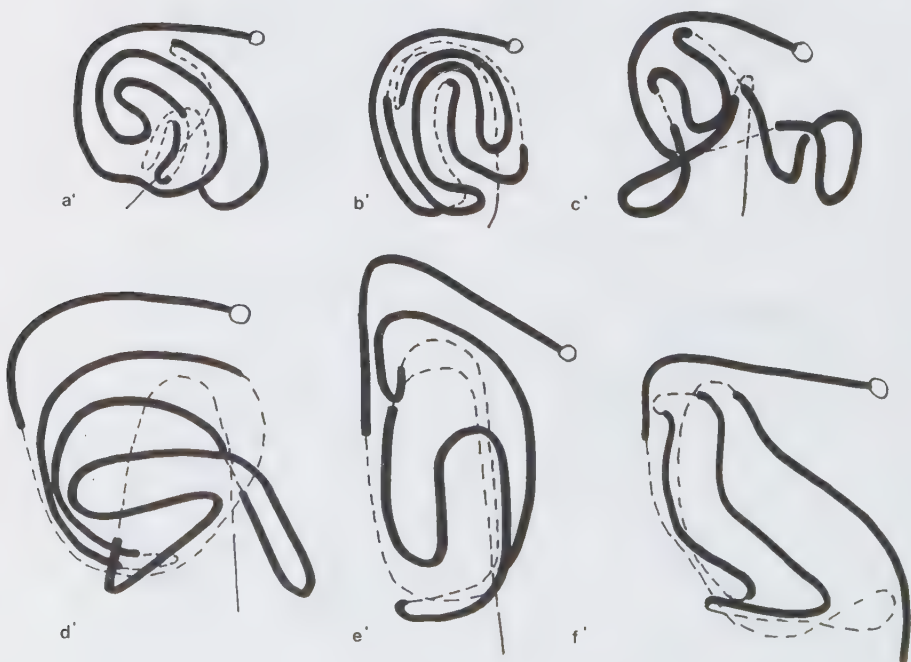
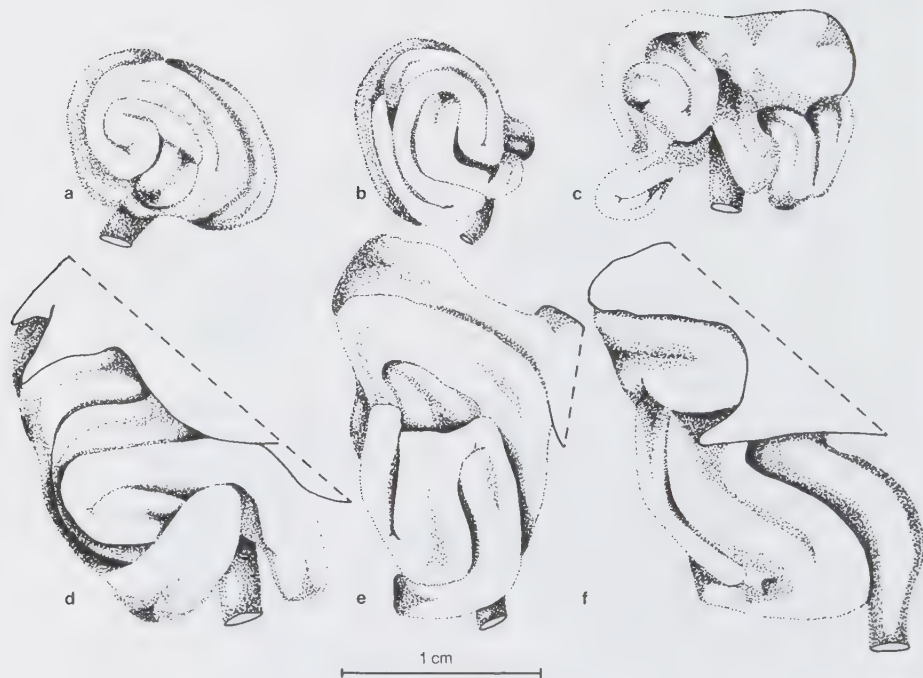


Abb. 11

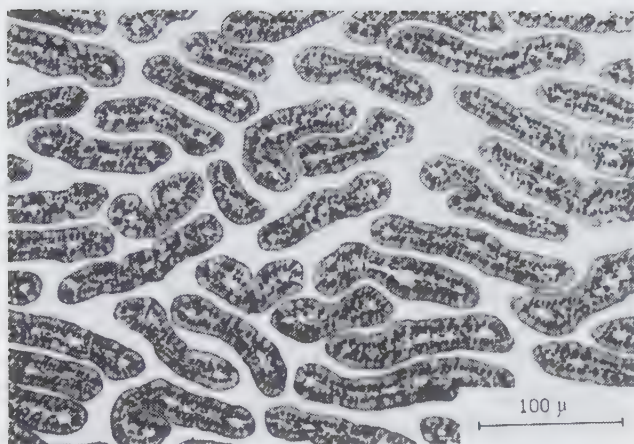


Abb. 12

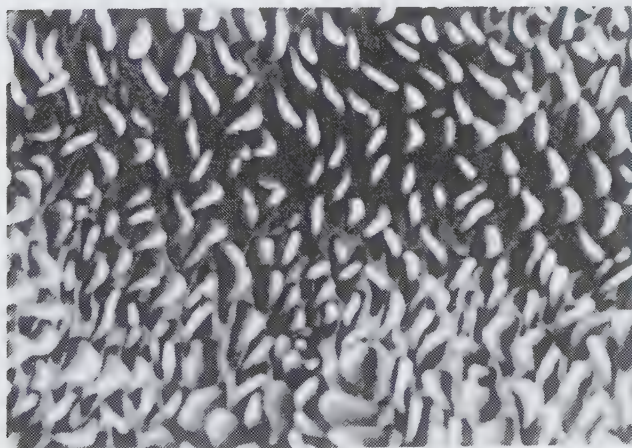


Abb. 13

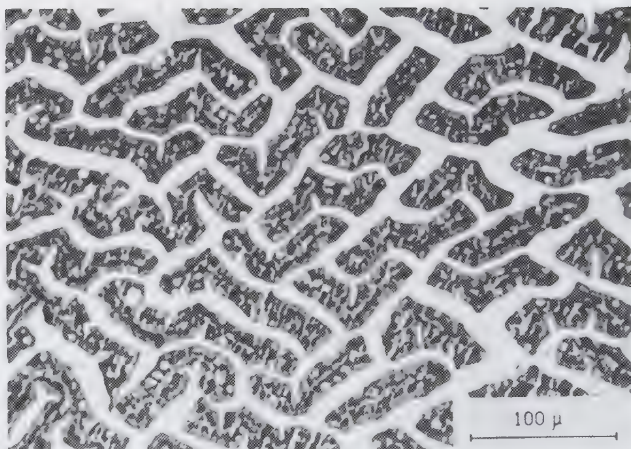


Abb 14

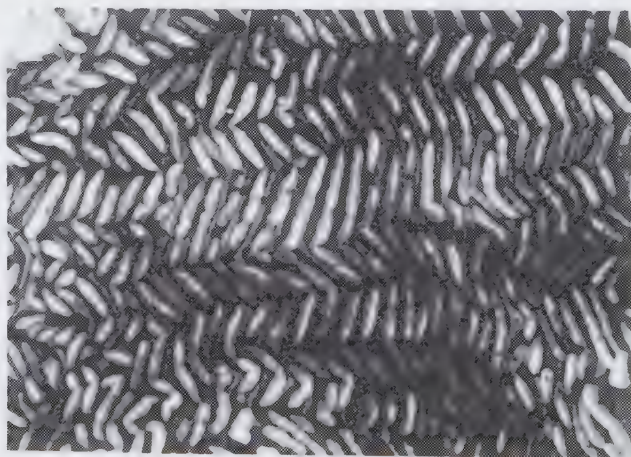


Abb. 15

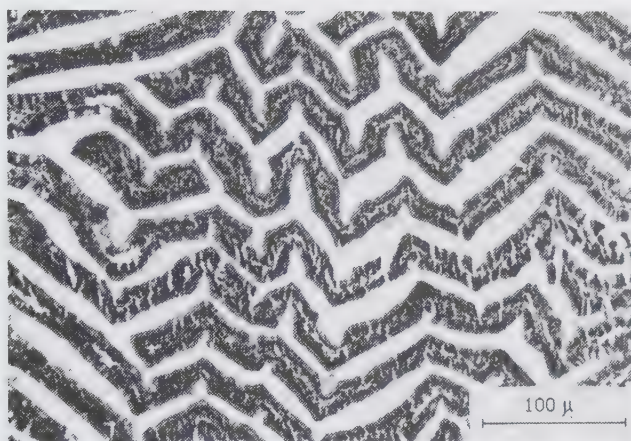


Abb. 16

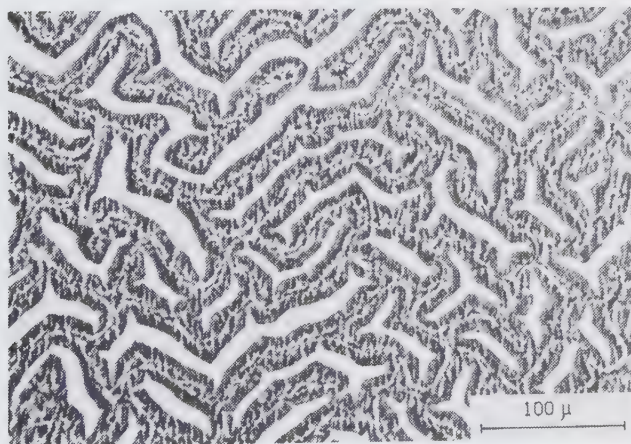


Abb. 17

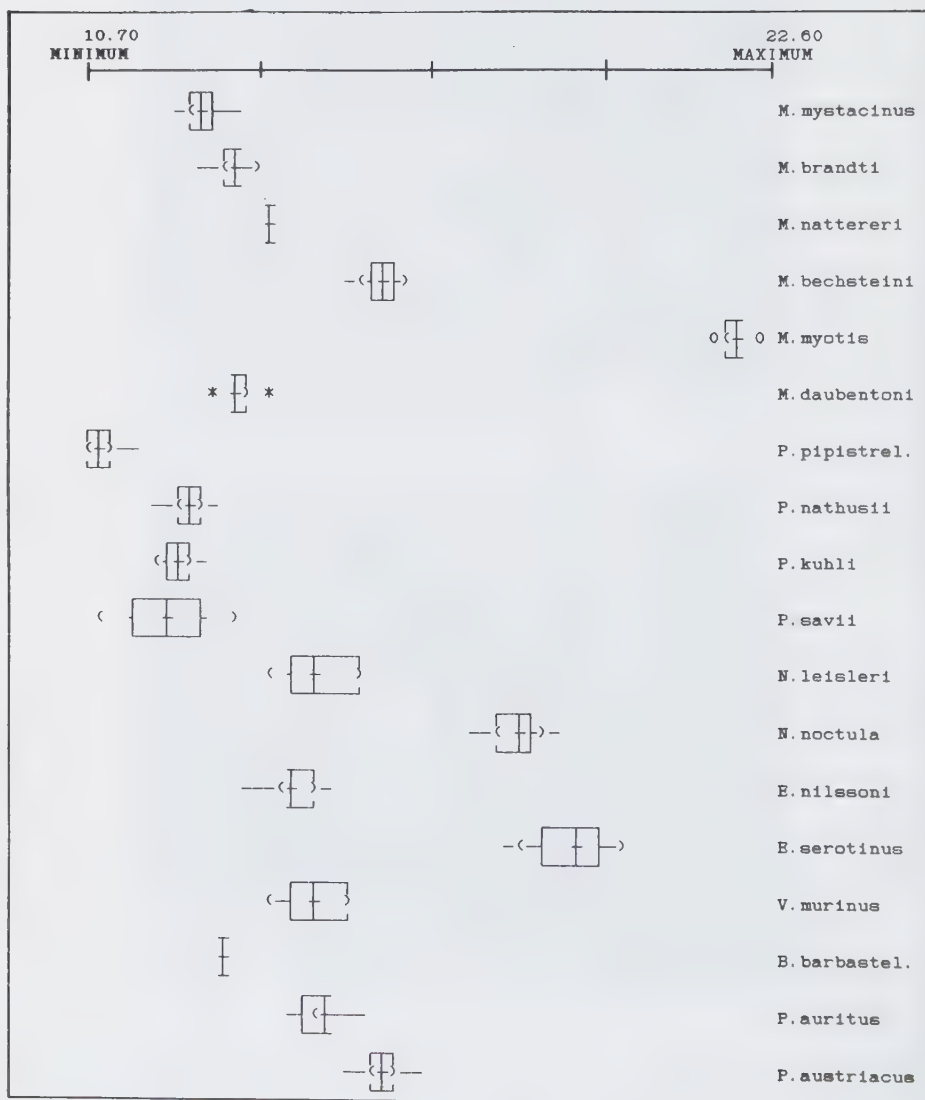


Abb. 18

GSCB

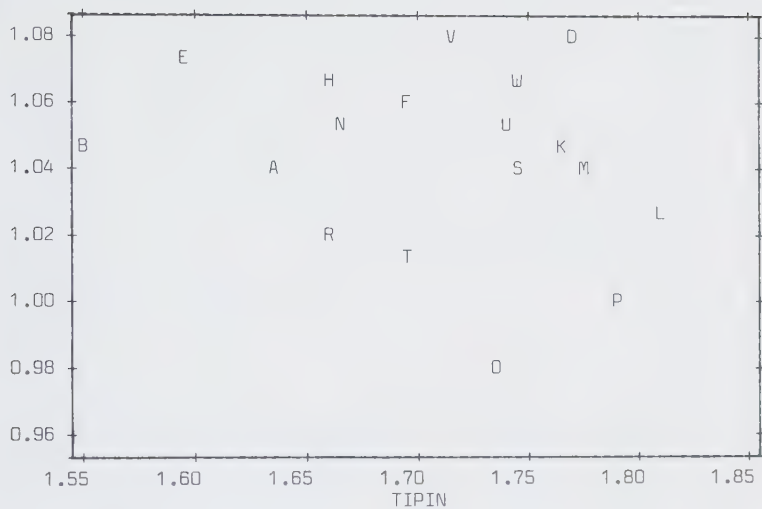


Abb. 19

M3LUMOLR

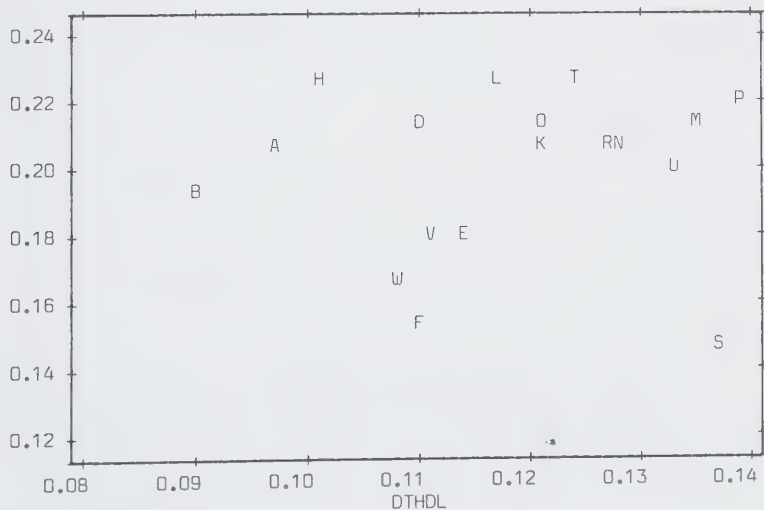


Abb. 20

M3LUMOLR

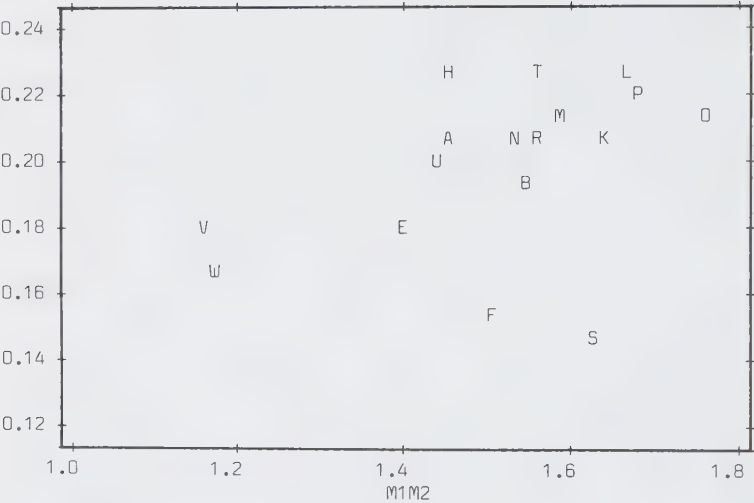


Abb. 21

DTHOL

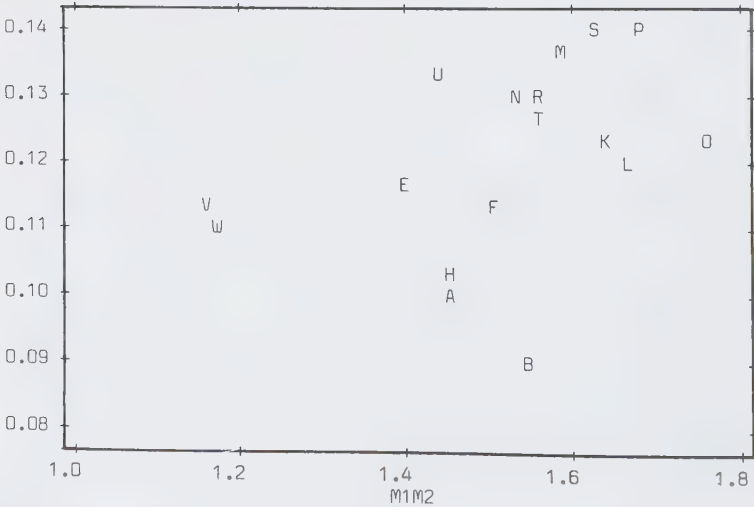


Abb. 22

TRCDL

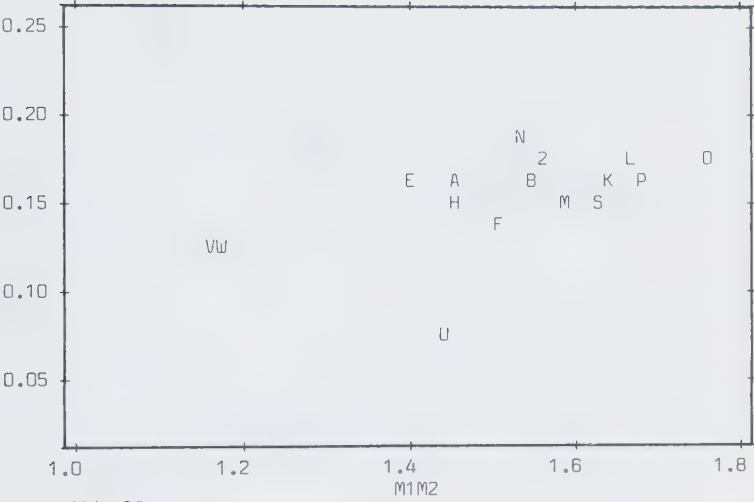
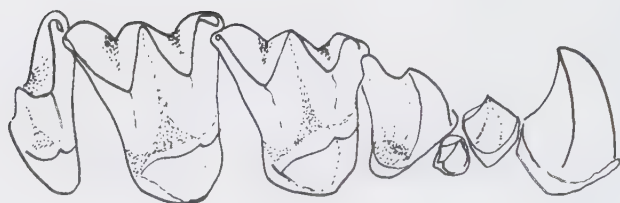


Abb. 23



a



b



c

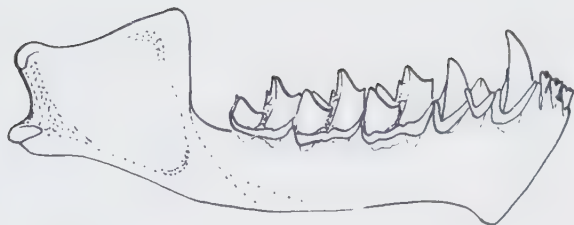


d

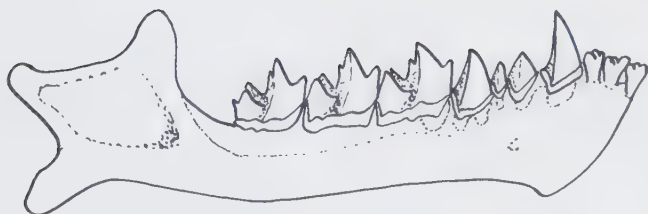
Abb. 24

5 mm

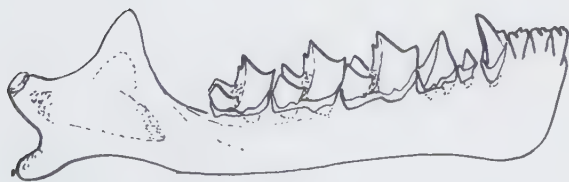




a

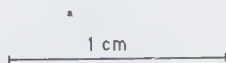


b



c

Abb. 25



	M. DAO				M. DAO				M. DAO				M. DAO						
0.00040	0.00247	0.00054	0.00061	0.00068	0.00075	0.00082	0.00089	0.00103	0.00110	0.00117	0.00124	0.00131	0.00138	0.00145	0.00152	0.00159	0.00166	0.00173	0.00180

HLP3

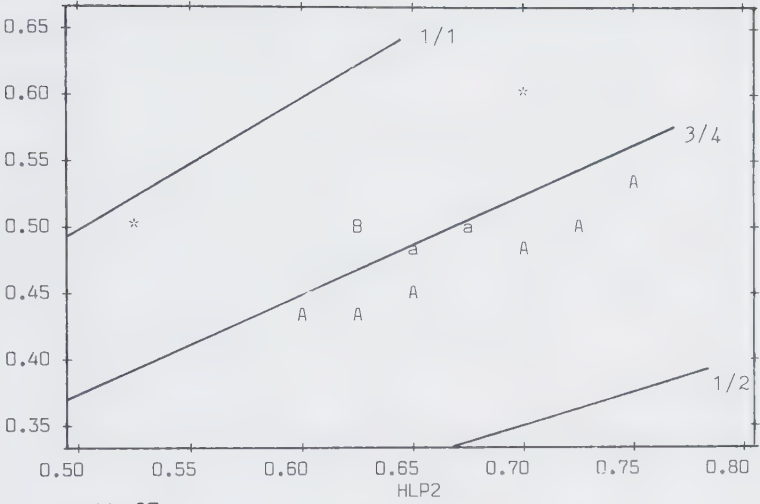


Abb. 27

HSCP4

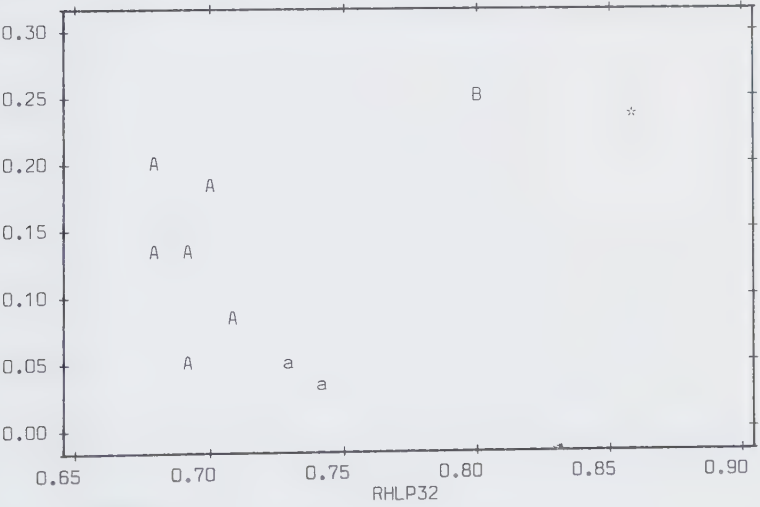


Abb. 28

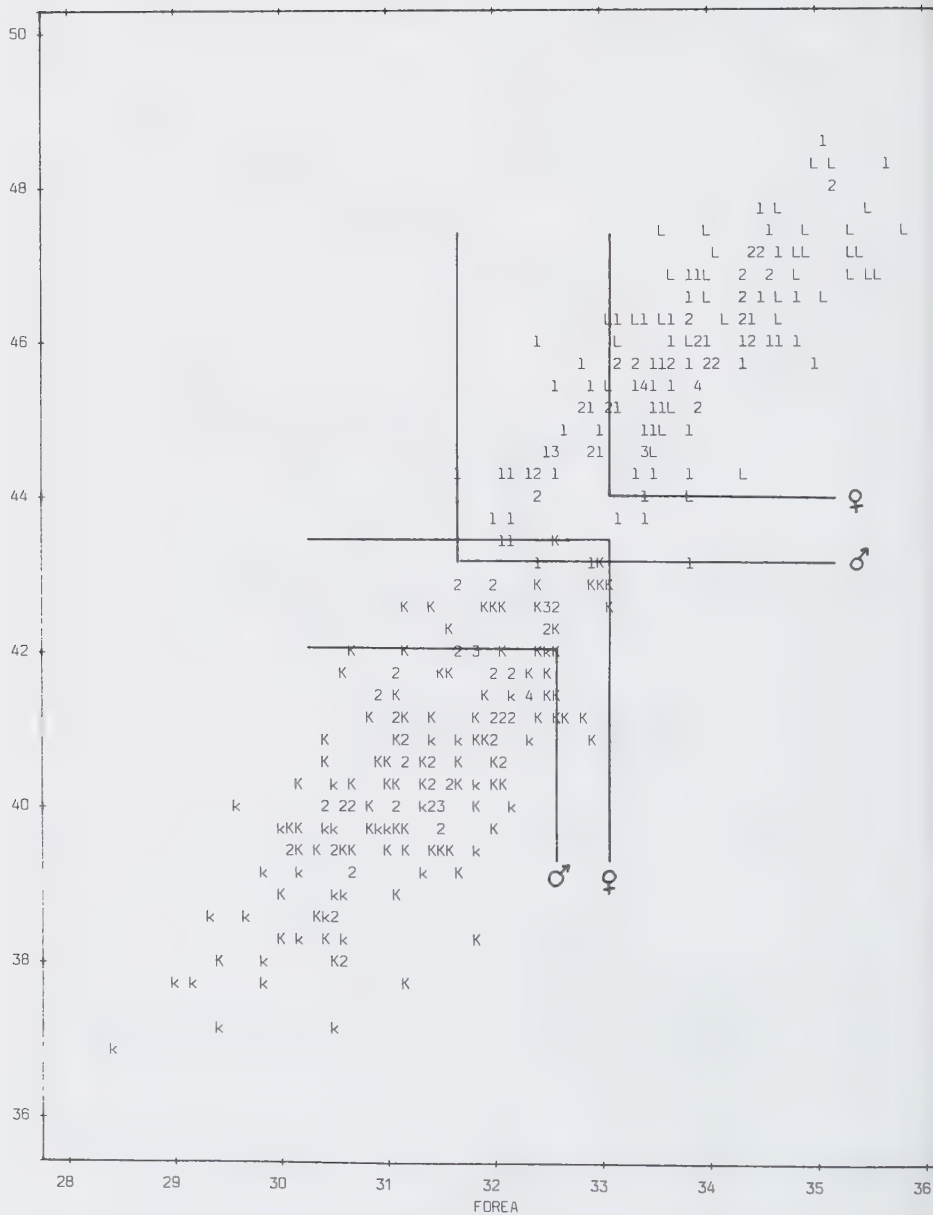


Abb. 29

RDBT

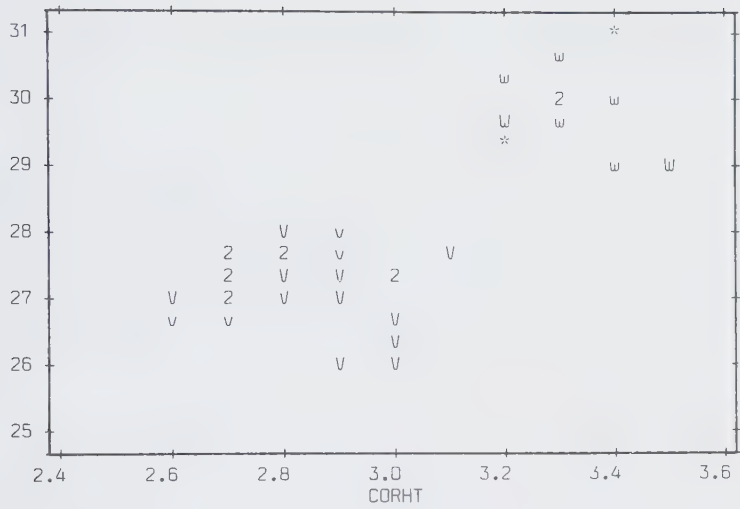


Abb. 30

RDBT

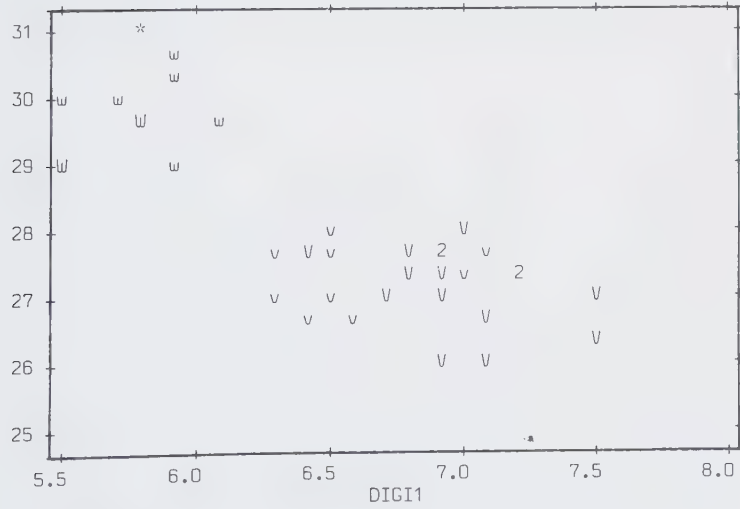


Abb. 31

Lebenslauf

Am 15.7.1953 wurde ich, Hans-Peter Beat Stutz, Sohn von Beat Stutz und Elisabeth Stutz, geb. Quadri, in Aarau geboren. Ich bin Bürger von Islisberg und Arni / AG.

Ich besuchte die Primar- und Sekundarschule in Zürich und die 4. Klasse der Bezirksschule in Bremgarten / AG. In den Jahren 1970 - 1974 besuchte ich das Lehrerseminar in Wohlen / AG.

Im Herbst 1974 immatrikulierte ich mich an der Philosophischen Fakultät II der Universität Zürich. Mit dem Diplom als Naturwissenschaftler schloss ich im Jahre 1980 mein Biologiestudium mit Hauptfach Zoologie ab.

Seither beschäftigte ich mich einerseits im Rahmen meiner Doktorarbeit unter der Leitung von Prof. Dr. V. Ziswiler am Zoologischen Museum der Universität Zürich forschungshalber und andererseits als Mitinhaber der Firma FEBEX Haffner & Stutz professionell mit Fledermäusen.

Während meines Studiums besuchte ich Vorlesungen, Übungen und Praktika bei folgenden Dozentinnen und Dozenten:

H. Ambühl, R. Bachofen, G. Bächli, E. Batschelet, W. Berchtold, J. Biegert, M. Birnstiel, E. Brun, H. Burla, P.S. Chen, P. Christen, C. Claude, C.D.K. Cook, A. Dübendorfer, B. Eller, C.H. Eugster, R. Furrer, T. Gasser, G. Haas, H. Hediger, H.R. Hohl, R. Humbel, H. Jungen, E. Jungen-Hauschteck, J. Kägi, M. Kuhn-Schnyder, H. Kummer, W. Kündig, E. Landolt, H.R. Oswald, D. Rast, H. Rieber, O. Rieppel, O. Rohweder, J. Schlitter, A. Steiner, P. Tardent, E. Thomas, G. Wagniere, H. Wanner, R. Wehner, C. Weissmann, V. Ziswiler.

